

Наркомздрав БССР
Витебский Гос. Медицинский Институт.

Проф. Г. Х. КАРПИЛОВ

доктор медицинских наук.

НОС И ПРИДАТОЧНЫЕ ПОЛОСТИ У ЛАБОРАТОРНЫХ АМФИБИЙ, ПТИЦ И ГРЫЗУНОВ.

**Топографическое анатомо-гистологическое
исследование.**

**Предисловие заслуж. деятеля науки
проф. Л. И. Смержевского.**

г. Витебск, 1940 г.

Наркомздрав БССР.

Витебский Гос. Медицинский Институт.

Проф. Г. Х. КАРПИЛОВ

доктор медицинских наук.

НОС И ПРИДАТОЧНЫЕ ПОЛОСТИ У ЛАБОРАТОРНЫХ АМФИБИЙ, ПТИЦ И ГРЫЗУНОВ.

Топографическое анатомо-гистологическое
исследование.

Предисловие заслуж. деятеля науки
проф. Л. И. Свержевского.

Издание Витебского Гос. Медицинского Института.

г. Витебск, 1940 г.

Отв. редактор — д-р мед. наук
проф. М. А. ХАЗАНОВ.

Техредактор С. М. Ароник.

Корректор И. Л. Гелин.

Подписано к набору 27/V-39 г.

Подписано к печати 24 XII-39 г.

Объем 9 печатных листов.

Знаков в печати, листе 44.800.

Тираж 1.000 экз.

Зак. № 7432

Витобллит № 427

Типография „Коминтерн“, Витебск.

О Г Л А В Л Е Н И Е.

	Стр.
Предисловие	5
Предисловие автора	7— 8
Глава I. Введение: Экспериментальная ринология и ее ближайшие задачи	9— 29
Глава II. Общий очерк филогенеза и онтогенеза носа у позвоночных (от рыбы до человека)	31— 58
Глава III. Нормальная гистология слизистой носа и придаточных полостей у человека	59— 76
Глава IV. Сущность и значение макро- и микрофотографии, как метода морфологического изучения носа у позвоночных	77— 86
Глава V. Нос у лабораторных амфибий (у лягушки, тритона и аксолотля)	87—100
Глава VI. Нос и придаточные полости у лабораторных птиц (у домашней курицы и голубя)	101—111
Глава VII. Нос и придаточные полости у лабораторных грызунов (у кролика, морской свинки и белой мыши)	113—129
Заключение	130
Литературный указатель	131—136
Приложение: 8 таблиц, 10 рисунков, 7 микрофотогр.	I—X

ПРЕДИСЛОВИЕ.

Диссертация проф. Карпилова подводит морфологическую топографическую базу под экспериментальную ринологию,—базу, которая до сих пор, несомненно, отсутствовала. После этой работы всякий эксперимент в ринологии без учета топографии слизистой носа у подопытных животных является неполноценным.

Работу эту мы можем рекомендовать, как необходимое пособие для риолога, занимающегося экспериментальным изучением вопросов морфологии, физиологии и патологии носа. Он найдет в этом труде, помимо топографических данных, чрезвычайно важные для экспериментатора: подробный сравнительно-анатомический очерк, детальное гистологическое описание нормальной слизистой носа у человека, критический обзор современного состояния экспериментальной ринологии и, наконец, подробный литературный указатель. Ценность представленного автором материала кажется тем более значительной, если принять во внимание наблюдающуюся в этом отношении скудность в заграничной и нашей отечественной специальной литературе.

Работа написана легким языком и будет читаться, как нам кажется, с интересом не только риологом, но и биологом, ветеринаром, гистологом, физиологом, интересующимися вопросами дыхания и обоняния.

Заслуженный деятель науки

проф. Л. И. Свержевский.

Москва, 10/1—1940 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА.

В предлагаемой работе мы поставили себе задачу: во 1-х, собрать в литературе и путем собственных исследований необходимый для эксперимента в носу у определенных видов лабораторных животных морфологический материал и, во 2-х, указать план и метод обработки этого материала для экспериментальных целей. В такой работе, по нашему, имеется значительная потребность. Разбросанность сведений по морфологии носа у лабораторных животных заставляет экспериментатора долго рыться в литературе разных отраслей биологии (зоологии, сравнительной анатомии, эмбриологии, ветеринарии и т. д.), чтобы в результате долгих поисков очень часто убедиться в скудности наших знаний по данному вопросу. Для развития экспериментальной ринологии важно весь этот материал выявить и собрать воедино.

Ознакомление с литературой вопроса показало нам, что для дальнейшего изучения морфологии носа необходимо найти способ, с помощью которого можно было бы легко и наглядно фиксировать сложный и разнообразный рисунок носа в целом и деталях у каждого вида животных. Для этой цели нами был выработан метод макро-и микрофотографии, по которому для носа каждого вида животных составлялась таблица характерных гистологических фронтальных срезов, служившая удобной канвой для подробного словесного описания данных исследования и исходным пунктом для углубленного анатомо-гистологического изучения носа у животных. Метод этот нами был приложен к изучению носа у 3-х групп (8 видов) лабораторных животных (амфибий, птиц и грызунов).

Целевая установка—изучить нос у лабораторных животных, не позволяла нам рассматривать нос только в статике и оторванно от всего организма. Для того, чтобы правильно подобрать нужное для данного опыта лабора-

торное животное, верно учесть условия, течение и данные опыта,—необходимо знать морфологию изучаемого органа в связи с его функцией, историей филогенетического развития; необходимо отмечать все известные уже и искать новые корреляции между носом и другими органами у одного и того же подопытного животного. При построении нашей работы мы строго исходили из этого положения.

Таким образом, хотя нами и не охвачены изучением все виды лабораторных животных, мы, однако, стремились дать на нашем материале образец плана и методики морфологического исследования носа для экспериментальных целей у животных вообще. Мы будем считать нашу задачу выполненной, если предлагаемая работа облегчит и будет стимулировать появление новых исследований в этом направлении.

Г л а в а I.

В В Е Д Е Н И Е.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ РИНОЛОГИЯ И ЕЕ БЛИЖАЙШИЕ ЗАДАЧИ.

„Доказательство необходимости заключается в человеческой деятельности, в эксперименте, в труде: если я могу сделать некоторое *post hoc*, то оно становится тождественным с *propter hoc*“.

Маркс и Энгельс, том XIV, стр. 533.

... „Изучите азы науки прежде, чем пытаться взойти на ее вершины. Никогда не беритесь за последующее, не усвоив предыдущего. Никогда не пытайтесь прикрыть недостатков своих знаний хотя бы и самыми смелыми догадками и гипотезами. Как бы не тешил ваш взор своими переливами этот мыльный пузырь, он неизбежно лопнет, и ничего, кроме конфуза у вас не останется“.

... Как ни совершенно крыло птицы, оно никогда не смогло бы поднять ее в высь, не опираясь на воздух. Факты—это воздух ученого. Без них вы никогда не сможете взлететь. Без них ваши „теории“—пустые потуги.

Но, изучая, экспериментируя, наблюдая, старайтесь не оставаться у поверхности фактов. Не превращайтесь в архивариусов фактов. Пытайтесь проникнуть в тайну их возникновения, настойчиво ищите законы, ими управляющие“

И. П. Павлов.

(Из письма к советской молодежи).

Экспериментальная морфология носа.

В экспериментальную (э.) ринологию следует включить не только вопросы э. патологии, но также э. морфологии носа. Опыт, как метод исследования, завоевывает себе все большее место в морфологических науках. Знаменитый зоолог-экспериментатор Морган (103) говорит: „...не может быть ни малейшего сомнения, что наиболее обещающим и плодотворным методом в изучении зоологии явится в будущем опыт...“ «...Я вообще полагаю, что в настоящее время (в зоологии) есть более настоятельная нужда в экспериментальных трудах, нежели в описательных и наблюдающих исследованиях». Эксперимент дает возможность путем искусственного изменения по опреде-

ленному плану условий вне или внутри данного организма раскрыть причины и способы возникновения, развития и изменчивости изучаемой органической формы. Наблюдение и опыт, дополняя друг друга, помогают более полному и разностороннему пониманию формы. Успешное применение экспериментального метода в морфологии породило целый ряд новых наук: э. зоологию (зоотомию), э. эндокринологию, э. эмбриологию (механику развития), э. генетику и т. д. Э. морфология может и должна в частности касаться носа. Что мы имеем в этом отношении?

В подробном указателе литературы, приложенном к известному руководству Гексли и Бэра (41), „Экспериментальная эмбриология“ многочисленные работы, касающиеся глаза, уха; в отношении носа там приводятся только две работы [Burr (18) и Ekman (166)]. Первый из них указывал, что зародыша зачатка обонятельного впадения (мешка). В результате хрип носовой области хотя и развивался, но носовая капсула совершенно спалась. Это — частный пример общего в механике развития впадения зависимой дифференцировки (Boix) приспособления скелета позвоночных к тем органам, вокруг которых он располагается. Бэра при экспериментально изучая вопрос детерминации носа, доказал, что прободение хоан в процессе развития зависит от установления контакта между обонятельным впадением и энтодермальной крышей рта. Даже рулиментарная носовая ямка, если установить контакт между ней и энтодермой, способна индуцировать в последней типичную нормальную хоану. Этот автор доказал на *Rana temporaria* существование у зародыша обонятельного поля. Если удалить обонятельный зачаток в стадии до начала образования обонятельного мешка, последний тем не менее образуется из соседнего эпителия, нарастающего на рану. Если же при удалении обонятельного зачатка захватить вместе с ним определенное поле прилежащей ткани, носовое впадение у зародыша не развивается. Detwiler (цит. по Гексли и Бэр), между прочим, экспериментально доказал, что носовая ямка (как и глаз, конечность) в процессе эмбрионального развития способна притягивать нерв. Если пересадить носовую ямку на бок личинки амблостомы после удаления у нее зачатка конечности, нервные волокна, которые нормально должны были бы иннервировать конечность, растут к обонятельной ямке. Гексли и Бэр считают, что, повидимому, неспецифическое притяжение является результатом высокой физиологической активности тех органов, которые обнаруживают притягивающее действие... May и Detwiler (цит. по Гексли и Бэр) установили, что трансплантация лишнего глаза или лишней обонятельной ямки на

голову зародыша приводит к вставанию нервных волокон в мозг из трансплантата и увеличению в местах вставания числа нейронов в головном мозгу. С другой стороны доказано, что удаление органов чувств обуславливает уменьшение размеров тех центров мозга, к которым обычно направляются их волокна. «Открытие факторов», говорят Гексли и Бэр, «управляющих пролиферацией нейронов, представляет теоретический интерес с двух точек зрения. Во-первых, становится понятным, почему форма головного мозга отличается от формы спинного мозга. Передний конец тела занят специальными органами чувств, от которых входит в нервную трубку огромное количество волокон. Эти волокна в тех местах, где они кончаются, индуцируют размножение нейронов, которые образуют возвышения и выпуклости, как зрительные бугры, веревчатые тела и обонятельные доли, которые и отличают морфологически головной мозг от спинного... Во-вторых, подтверждаются частичные объяснения некоторых явлений невробиотаксиса. При сравнительном изучении наблюдалось, что у животных соответственные очаги нейронов в мозгу различных групп могут занимать разные положения, или, другими словами, что в течение процесса эволюции некоторые нервные центры переменили свои места». Опыт May и Detwiler имеет для нас определенный интерес. Мы увидим (стр. 50), что в процессе эволюции позвоночных обонятельный центр меняет свое место, а форма обонятельных долей подвергается значительным изменениям. Согласно данным May и Detwiler, перемещение нервных центров и их формообразование в филогенезе является результатом изменений в расположении периферических окончаний аксонов. Следовательно, причины, определяющие локализацию обонятельного центра форму и строение обонятельных долей, надо искать в носу, который в эволюционном процессе претерпевает ряд морфологических изменений. Упомянутые работы только слегка задевают вопрос об экспериментальном исследовании формообразования носа. От дальнейшего изучения механики развития носа можно ожидать выяснения ряда пока темных анатомо-физиологических и патологических вопросов в ринологии, связанных с проблемой наследственности и конституции. Само сабою разумеется, что развитие этого отдела морфологии носа в свою очередь зависит от состояния описательной и сравнительной эмбриологии носа. Надо думать, что малочисленность работ по э. эмбриологии носа объясняется именно тем, что имеющиеся в нашем распоряжении в настоящее время материалы по описательной и сравнительной эмбриологии носа еще недостаточны для экспериментальных целей.

Разбросанно в литературе довольно редко встречаются работы и по другим отделам э. морфологии носа. Guénon и Valette повторили опыт Szüts по регенерации носа у безхвостых амфибий и получили новые данные (цит. по Гексли и Бер). При удалении у тритона верхней челюсти и носа до середины между вершиной носа и краем глаза с перерезкой обонятельного нерва—наступала регенерация всех удаленных частей. Мнение Szüts, что удаление lob. olfactorii мешает регенерации, не оправдалось. Упомянутые авторы доказали, что у 31 взрослого и у 7 личинок тритона наступила быстрая и полная регенерация носа, несмотря на экстирпацию лобных долей и ампутацию носа. По их мнению, главным условием для регенерации является сохранение части органа: удаленный полностью орган не регенерируется. Знакомство с явлениями регенерации в носу имеет большое значение при опытах на амфибиях в этой области. Вопрос этот далеко еще не вырешен. В приведенных работах речь идет о регенерации носа в целом, а между тем важно было бы знать, как идет регенерация отдельных элементов носа: слизистой, разных видов эпителия, желез и т. д. Это можно будет выявить только в том случае, если в опытах по регенерации будет применен положенный нами в основу изучения носа макро-и микротопографический метод иллюстрации в этой области.

Чаще мы встречаемся в области носа с экспериментальными морфо-физиологическими работами. Сравнительно значительное число э. работ посвящено исследованию степени и качества обоняния у разных видов позвоночных и беспозвоночных животных (Veit Graber (54), Aronsohn (4), Matthes (96, 97, 98) и др.). Подробней об этих опытах см. ниже, глава 2-я. Все эти опыты сопровождались в той или иной степени искусственным воздействием на форму органа (зашивание ноздри, перерезка нерва), однако, при выявлении результатов эксперимента авторы ограничивались только изучением поведения подопытных животных,—морфологически орган до и после опыта не исследовался. Безусловным недостатком этих работ является то, что в них функция рассматривалась оторванно от формы (строения) органа. Опыты эти значительно выиграли бы в своем значении, если степень и качество обоняния у исследуемых животных изучались бы в них в связи со строением обонятельной слизистой, обонятельных долей мозга и т. д.

Большое внимание уделяется в ринологической литературе исследованию дыхательной функции носа. Считается принятым, что в носу вдыхаемый воздух очищается от пыли, утепляется и увлажняется. Очистка от пыли про-

исходит вследствие оседания содержащихся во вдыхаемом воздухе пылевых частиц на влажной слизистой в извилистых узких носовых ходах. Происхождение пневмокониозов авторы объясняют тем, что пыль определенной тонкости в состоянии миновать, не оседая, носовой барьер. Lehmann выдвигает положение, что в трахею через нос может проникать пыль тоньше пяти микронов. Мы пришли к другим выводам (72) (74). На основании тщательных наблюдений у людей, работающих в пыли, и опытов на кроликах мы убедились в том, что нос и рот представляют собою сильное препятствие даже для тончайшей пыли в том смысле, что пыль здесь оседает (тонет) в секрете и в дальнейшем, как правило, проглатывается. Однако, периодически сгустившийся от примеси пыли носовой секрет задерживается в глотке, прилипая к стенкам, и отсюда, вместо того, чтобы направиться в пищевод, аспирируется при разговоре, смехе, кашле в гортань и трахею, по тем самым законам, по которым сюда попадают инородные тела вообще. Понятно, что таким путем вместе с секретом в трахею может проникать, как крупная, так и мелкая пыль. Таким образом, по нашему мнению, верхний отрезок верхних дыхательных путей (нос, рот), представляя собой прекрасный барьер даже против тончайшей пыли, идущей со струей вдыхаемого воздуха, — бессилён помешать попаданию в более глубокие отделы дыхательных путей секрета с примесью пыли из глотки при случайной аспирации.

В известных условиях (например, в Арктике) вдыхаемый воздух нагревается в носу у человека больше, чем на 90 градусов (от—60 гр. до+ 33 гр.), нагревание на 20—30 гр. в нашем климате это обычное явление. Главная роль в терморегуляции воздуха в носу приписывается кровообращению в слизистой раковин, сравниваемых с калориферами. На новую точку зрения в этом вопросе становится Döderlein (62). Автор этот, пользуясь специально сконструированным для этой цели термометром, определял, что температура в носу при вдохе и выдохе колеблется от 32 до 35 градусов. В противоположность другим исследователям он не находил разницы в температуре в переднем и заднем отделе носа. Смазывая слизистую носа адреналином, Döderlein получил сильное сокращение сосудов, но не находил в связи с этим разницы в температуре воздуха в носу. Те же данные были им получены от измерения температуры в носу у больных, страдающих сильной атрофией слизистой носа. Отсюда автор делает вывод, что слизистая раковин не играет роли в нагревании вдыхаемого воздуха. Одинаковыми оказались также температурные данные при носовом и

ротовом дыхании. По этому поводу автор ставил следующий опыт: У трахеотомированного по поводу двухстороннего паралича п. *postici*, у которого дыхание через гортань восстановилось, — вводился термометр в трахеотомическое отверстие; при носовом и ротовом дыхании температурные данные оказались одни и те же. Этот опыт подтверждает данные Schütter'a. Но Döderlein не объясняет этот факт, как Schütter, нагревательной способностью слизистой рта, он выдвигает новый взгляд на роль придаточных полостей носа в нагревании воздуха безразлично при носовом и ротовом дыхании. По его мнению, при инспирации в нос поступает извне сравнительно незначительное количество воздуха, которое смешивается здесь с теплым воздухом, оставшимся от предыдущего выдоха. При выдохе из нижних отделов дыхательных путей хорошо согретый воздух направляется в нос, где он распределяется таким образом, что в придаточных полостях собирается наиболее теплая и богатая кислородом, часть его. Внешний воздух нагревается от внутреннего. Придаточные полости, по Döderlein'у физиологически представляют собой резервуары теплого богатого кислородом воздуха, откуда по мере надобности примешивается большая или меньшая струя к вдыхаемому извне холодному воздуху. При ротовом дыхании нос и носоглотка представляют собой большой резервуар, в котором собирается теплый экспираторный воздух. При входе в трахею поступает нагретый воздух из этого резервуара, вентилируемого воздухом, поступающим извне через рот и отчасти и через нос при неполном его выключении. Döderlein доказывает это простыми опытами на живом человеке. У того же трахеотомированного больного, о котором уже было упомянуто, вводилась в рот толстая трубка. Подопытное лицо дышало через эту трубку в разных температурных условиях при закрытом носе. Измерение температуры в трахее показало, что и при дыхании через трубку воздух поступал сюда нагретым в той же степени, как через рот. Следующий опыт выяснил источник нагревания воздуха в трахее при ротовом дыхании. Подопытному лицу вводилась в одну половину носа трубка, снабженная водяным манометром. При инспирации водяной столб в манометре подымался, при экспирации — опускался, отражая воздушное давление в носу. При носовом и ротовом дыхании получались одинаковые колебания давления воздуха в носу. Отсюда делался вывод, что и при дыхании через рот, нос принимает участие в акте дыхания, доставляя при входе нагретый воздух.

Таким образом, мы видим, что ревизии подвергаются

основные давно установившиеся взгляды на дыхательную функцию носа. Окончательное разрешение этих вопросов тесно связано с развитием э. морфологии.

Для э. морфологии характерно, что вопросы анатомии и гистологии переплетаются в ней с вопросами общей биологии, физиологии, сравнительной анатомии и эмбриологии. Эксперимент на животном неминуемо приводит к необходимости рассматривать интересующий нас в опыте орган и все подопытное животное в целом в динамике, в развитии. Самый факт эксперимента на животном заставляет интересоваться родом, видом подопытного объекта и приводит к сравнению с другими видами животных и с человеком. В э. морфологии не удастся, хотя бы в порядке разделения труда, рассматривать врозь форму и функцию, как это делается обыкновенно в анатомии и физиологии. Морган (103) говорит: „Излагаемая область почти может быть определена словами э. морфологии, но так как часто весьма трудно провести черту между э. морфологией и э. физиологией и т. к. я время от времени не поколеблюсь вступить в физиологическую область некоторых задач, то я избрал для обозначения того материала, который излагаю, более широкое заглавие „э. зоологии“. Мечников, один из основоположников экспериментального направления в морфологии, так описывает путь, который привел его к одновременному изучению формы и функции: „Занимаясь в течение ряда лет вопросами генеалогии Metazoa, я пришел в конце концов к убеждению, что разрешить их невозможно одним морфолого-эмбриологическим путем... Знакомство с физиологической историей органов является совершенно неизбежной для установления их генеалогического значения... В силу этого ясно, что при выяснении вопроса о генеалогическом развитии пищеварительного аппарата... я должен был, помимо изучения эмбрионального развития эктодермы, остановиться и на физиологическом исследовании функции последней“. Мечников не только привлекал для разрешения поставленных им задач одновременно анатомию, физиологию, сравнительную анатомию и эмбриологию, — он первый в своих знаменитых „Лекциях о сравнительной патологии воспаления“ также доказал, что „общая патология должна быть соединена с зоологией, или Экорее с биологией, чтобы составить ее отрасль — сравнительную патологию“.

Другой важной особенностью э. морфологии является то, что она рассматривает форму отдельного органа в связи с организмом, которому эта форма принадлежит. Эксперимент связан с вмешательством, результаты которого зависят не только от местной, но и общей реакции

организма. Нельзя экспериментировать в носу, напр., у амфибий, не будучи знакомым с явлениями регенерации и неотении у них. Независимо от того, в какой области производится опыт, приходится учитывать вопросы наследственности, роста, питания и т. д. у данного подопытного индивидуума, следовательно, вида, класса, к которому он принадлежит.

Наконец э. морфология, изучая форму в норме, не может отвлечься от патологии. Опыт сопровождается искусственным изменением формы, следовательно, связан с его патологией. Патология для э. морфологии является средством, с помощью которого выявляется значение того или иного нормального фактора.

Рассмотрение в неразрывной связи формы и функции, части и целого в фило-и онтогенетическом разрезе является отличительной чертой э. морфологии. В сущности наука эта является пограничной областью, в которой вопросы анатомии, физиологии, эмбриологии, истории развития переплетаются. Можно сказать, что в э. морфологии все эти науки синтезируются и получают дальнейшее развитие. Понятно, что такая наука может возникнуть и развиваться только на базе уже достаточно выросшей описательной и сравнительной морфологии и физиологии. Так это исторически и произошло.

Слабое развитие э. морфологии носа объясняется, по нашему, низким состоянием описательной и сравнительной морфологии носа. Ознакомление с литературой показывает, что морфология носа требует дальнейшего более широкого и углубленного изучения. Анатомы, гистологи, эмбриологи, зоологи с определенного периода очень редко и поверхностно начали останавливаться на вопросах морфологии носа. Дальнейшее развитие этого вопроса, видимо, зависит от самых ринологов, все равно как отологам пришлось двинуть вперед учение о морфологии и физиологии уха (Politzer, Barany, Wittmaak). И только тогда, когда объем наших знаний по физиологии, описательной и сравнительной морфологии носа расширится, развитие э. морфологии носа пойдет быстрыми шагами вперед.

Экспериментальная патология носа.

Э. патология ставит себе задачу опытным путем воспроизвести у животного определенную болезненную форму, чтобы выяснить этиологию и патогенез данного заболевания и выработать наиболее эффективные меры борьбы с ним.

В патологии носа центральное место занимают заболе-

вания слизистой, выстилающей стенки носа и придаточных полостей. Риниты, синуситы, инфекционные гранулемы в слизистой носа (tbc, scleroma, lues), опухоли слизистой— вот сфера, в которой, главным образом, вращается научная и практическая мысль специалиста в этой области. На определенном этапе заболевания слизистой в процесс, в той или иной степени, вовлекается подлежащая костная, хрящевая или лимфоидная ткань; гораздо реже заболевание возникает в кости, хряще или лимфоидной ткани первично. Несмотря на то, что патология носа интенсивно изучается с момента зарождения ОРЛ, как специальности, в этой области имеется до сих пор много темных вопросов. Этиология и патогенез таких распространенных заболеваний, как гипер- и атрофические риниты, продолжают в основном оставаться загадкой. Плохо изучена роль внешних факторов—пыли, газов, резких колебаний температуры—в этиологии ринитов. Данные авторов, основанные на клинко-статистическом изучении этого вопроса,—противоречивы и не выдерживают строго научной критики. Не лучше обстоит дело с изучением других этнологических моментов (наследственности, роли органов внутренней секреции и т. д.). Озена, несмотря на огромное количество посвященных ей работ, от возникновения ОРЛ до настоящего времени, не перестает быть злободневным вопросом. Тем более темной является проблема склеромы. Не мало спорного имеется в вопросе о патологии нарушенного носового дыхания.

При таком положении, понятно, что повседневно применяемые нами методы борьбы с заболеваниями носа в значительной степени или плохо обоснованы, или являются результатом многолетних «экспериментов» на живых людях. Нужны были тысячи неудач, чтобы отказаться от широкого применения гальванокаустики при лечении гипертрофических ринитов. Известен длинный сложный путь, пройденный в лечении гайморитов. Консервативное лечение ринитов до сих пор не имеет строго научного обоснования.

Издавна делались многочисленные попытки разрешить трудные вопросы этиологии, патогенеза и лечения болезней носа экспериментальным путем. Навряд ли можно и стоит перечислить все эти работы. В общем надо отметить, что эксперименты в ринологии большей частью являлись эхом того или иного направления, господствовавшего в данный момент в других областях медицины; самостоятельный характер несут, главным образом, э. работы по патологии нарушенного носового дыхания. Остановимся несколько подробнее на основных проблемах патологии носа с точки зрения экспериментальной медицины.

Склерома.

Со времени Коха в ринологии ставится ряд опытов, стремящихся выявить роль определенного микроба в этиологии озы и склеромы. Открытие Кохом сибиреязвенной палочки (1876), туб палочки (1882 г.), холерного вибриона (1883--1884) произвело на современников сильнейшее впечатление. Поль де Крюи (89) образно рассказывает об этом в своей знаменитой популярной книжке «Охотники за микробами»: «Вокруг микробов поднялся ужасный спор и шум. Каждый медик и профессор патологии, который умел или думал, что умеет,—отличить верхний конец микроскопа от нижнего, сразу делался охотником за микробами. Каждая неделя приносила радостную весть о мнимом открытии какого-нибудь нового смертоносного микроба, и в первую голову, конечно, убийственных микробов рака, тифозной горячки и чахотки...» ...Настолько велико было увлечение микробами и такая ужасная путаница и неразбериха поднялась вокруг них, что открытиям Коха грозила опасность быть скомпрометированными и затеряться на страницах толстых журналов, полных всякого вздора о микробах». К этому именно периоду (1882) относится «открытие» Frisch'ем (138) палочки—возбудительницы склеромы, которая по примеру туберкулезной палочки (пал. Коха) получила имя своего автора (пал. Фриша). Какая разница в отношении к открытиям у Коха и Фриша. Чтобы открыть сибиреязвенную палочку, туберкулезную бациллу, холерного вибриона, Кох проделывал сложнейшую работу, связанную с многочисленными временными неудачами. В поисках возбудителя, он всегда исходил из клиники и эпидемиологии (геср., эпизоотии) данного заболевания. Чтобы выявить сибиреязвенную палочку, Кох наблюдал за больными животными непосредственно в поле, беседовал со скотоводами, ветеринарами, посещал бойни, изучал эпизоотию сибирской язвы. Изучение крови у животных, больных сибирской язвой, сопровождалось исследованием крови у многочисленных здоровых животных. Только после большой подготовительной работы Кох приступил к опытам с сибирской язвой на мышах. Открытие свое он счел законченным только после того, как доказал способ передачи заболевания и определил роль спорообразования у сибиреязвенной палочки. Совершенно новый, еще более трудный, путь, как известно, проделал Кох для открытия туберкулезной бациллы. Для этого нужно было изобрести особые методы окраски и новые методы культуры, без которых изучение туберкулезной бациллы было невозможно. Для того, чтобы доказать специфичность микроба—возбудителя туберкулеза, Кох

в своих опытах проводил его последовательно через два ряда животных. Для открытия и изучения холерного вибриона Кох выезжал в Египет и в Индию. Так делал Кох. А Фриш? Когда он описал свою капсульную палочку, клиника склеромы только-только начала изучаться на основании ограниченного числа случаев этого заболевания. Эпидемиология склеромы совершенно не была еще разработана. Флора носа, в норме и патологии, к тому времени была плохо исследована, особенно мало было известно о капсульной группе бактерий, о которой Эльберт и Геркес даже в 1930 г. считали себя в праве сказать, что она (капсульная группа) «никем еще из авторов не изучена систематически и в достаточной степени». Патологическая анатомия склеромы не имела при Фрише — и не имеет до сих пор в своей основе — достаточно хорошо изученную нормальную гистологию и физиологию слизистой носа. Между тем несомненно, что нормальное строение и функция слизистой носа, являющейся средой, в которой возникает и развивается склеромная инфекция, должна иметь отражение в патогенезе склеромы. Geber (40), первый определивший склерому, как инфекционную гранулему, правильно объяснял своеобразие склеромного инфильтрата особенностями субстрата, на котором он развивается. Мы считаем, что именно изучение этого субстрата — слизистой носа — является необходимой предпосылкой для понимания всех этапов развития склеромного инфильтрата у человека и у животного (в эксперименте). Только дальнейшее углубленное изучение нормального строения и функции слизистой верхних дыхательных путей у человека и подопытных животных внесет ясность в неразрешенные до сих пор споры о гистогенезе отдельных элементов склеромной гранулемы. Понятно, что при указанном состоянии клиники и эпидемиологии склеромы, бактериологии носа, нормальной и патологической гистологии слизистой носа, опыты на животных являлись преждевременными. Для того, чтобы эксперименты по склероме давали эффект, надо еще проделать большую подготовительную работу. Это — основной вывод, к которому мы пришли в нашем докладе на Всесоюзной конференции по склероме в Минске в феврале 1936 г. (75). Считая, что почва для экспериментальной склеромы слабо подготовлена, мы проделали для первой серии опытов на животных ряд предварительных работ: проверили нормальную флору носа у кроликов, исследовали у здоровых кроликов реакцию Bordet-Gengou, применили макро- и микротопографический метод изучения носа у подопытных животных. Несмотря на все это, в результате опыта на первой серии животных, мы вынуждены были признать, что подготови-

тельную работу необходимо еще продолжать. Мы выразили убеждение, что судя по клинической картине, склеромная проблема не менее сложна и своеобразна, чем туберкулез и сифилис, и для разрешения ее потребуется не меньше изобретательности и упорства.

О з е н а.

В качестве возбудителя озыны назывались разные микробы: *bac. mucosus* Abel-Löwenberg'a, *Cocco-bac. Pereg'a* и многие другие. Ряд авторов считают озыну инфекционной полимикробной болезнью. С целью выявить микробовозбудителя озыны в разное время ставились эксперименты на животных, но без положительных результатов, или—нередко с положительными результатами, не подтвердившимися у других авторов при проверке. Здесь, как и при изучении склеромы, плохо исследованная нормальная и патогенная флора носа у человека и подошвенных животных приводила авторов к ложным выводам. Мнимые успехи в бактериальном изучении озыны определили в свое время лечение этой болезни аутовакциной Нойсг'а-Регез'а, поливакциной, разными дезинфицирующими средствами и т. д. Все эти способы терапии озыны почему-то имели в руках их авторов успех, который при широком применении предлагаемых средств не подтверждался. Имеются попытки связать этиологию озыны с сифилисом, туберкулезом, детскими болезнями, заболеваниями придаточных полостей носа, т.е. рассматривать озыну не как самостоятельную болезнь, а как последствие или осложнение разных других болезней.

Мало утешительные результаты бактериального изучения озыны привели к процветанию в этом вопросе разных медицинских теорий, объяснявших этиологию этого заболевания различными т.н. внутренними факторами. Давно уже делались попытки объяснить происхождение озыны наследственно-конституциональными причинами (рудиментарное развитие нижней и средней раковины, ширина носовых ходов, особая конфигурация носа, лицевого черепа). Успехи эндокринологии нашли и находят отзвук в озынозной проблеме в виде теорий, связывающих происхождение этой болезни с различными нарушениями внутрисекреторной функции. Отсюда лечение озыны разными эндокринными препаратами. Имеются авторы, приписывающие решающую роль в этиологии озыны нарушениям вегетативной нервной системы. Давно высказывалось также мнение, что в основе озыны лежит трофонейротический процесс. Учение Сперанского о роли нервной трофики в последнее время снова привлекло внимание к этому моменту в применении к озыне.

Нет недостатка в попытках экспериментально доказать приведенные взгляды. Ввиду того, что патолого-анатомически не удастся пока провести грани между резкой формой атрофического ринита и озоной, в экспериментах на животных оба эти заболевания при гистологическом изучении не разделялись. Целесообразно будет и тут объединить их при изложении (см. ниже гипер-и атрофические риниты).

В связи с изучением вопроса об озоне мы видим в литературе издавна стремление ближе познакомиться с нормальной гистологией слизистой носа у человека. Oppikofer (107), Schönlemann (153), Kallius (76) и др., исходя, главным образом, из клиники озены, изучали нормальную слизистую носа у человека (на трупах). Chariton (140) в известной степени расширил изучение вопроса исследованием слизистой носа у эмбрионов и ряда животных. В работах этих авторов, двигавшихся безусловно по правильному пути, завязался целый узел оставшихся открытыми вопросов, разрешение которых было бы, несомненно, плодотворным для изучения патогенеза озены. Мы к этим работам еще вернемся.

Гипер-и атрофические риниты

встречаются очень часто у человека. Клинически правильно определяются только резко выраженные формы. В большом проценте случаев мы имеем дело с переходными ступенями от нормы к гипер- или атрофии, в которых диагностика значительно затрудняется. Нередко в одном и том же носу явления гипер-и атрофии идут рядом или перемешиваются. Кроме того, гипертрофия одних элементов слизистой сопровождается атрофией других рядом лежащих (например, гипертрофированные носовые железы путем давления приводят к атрофии соседней кавернозной ткани, или наоборот). Клинически правильно в слизистой носа определяется только гипертрофия соединительной ткани, связанная с атрофией кавернозной ткани, на основании того, что в таких случаях смазывание слизистой *adrenalin*-ом не вызывает видимого глазом сокращения об'ема слизистой, как это наблюдается в нормальной набухшей слизистой и при гипертрофии кавернозной ткани. Если примем, что активными элементами слизистой носа являются носовые железы и кавернозная ткань, то разрастание соединительной ткани более правильно будет патолого-анатомически обозначить, как ложную гипертрофию, так как она сопровождается атрофией пещеристой ткани и носовых желез. Клинически дифференцировать между гипертрофией носовых желез и соединительной ткани мы

не в состоянии, так как в том и другом случае об'ем слизистой не сокращается от смазывания *sosain-adrenalin'ом*. Незаметные переходные ступени от нормы к гипер- и атрофии слизистой носа, неточность диагностики этого заболевания привели к тому, что многочисленные работы по статистике гипер- и атрофических ринитов отличаются противоречивостью и имеют сомнительную ценность.

Относительно этиологии и патогенеза гипер- и атрофических ринитов, как озоны и склеромы, не существует общепринятого взгляда. В то время, как одни авторы подчеркивают в этиологии ринитов значение инфекции, механического, химического и температурного раздражения слизистой носа со стороны вдыхаемого воздуха (следовательно содержащего в нем газа, пыли и т. д.), другие — указывают на роль общей и местной конституции, наследственности, питания (голод, витамины), нарушение деятельности органов внутренней секреции, вегетативной нервной системы и т. д. При такой разногласии естественно стремление разрешить спорные вопросы экспериментальным путем. Из многочисленных опытов приведем для примера несколько экспериментов, опубликованных в последние годы. Suzuki и Saburo (131) гистологически исследовали нос у кастрированных петухов. При кастрации на 5-ом месяце жизни у петухов, убитых через 3, 6, 10 и 17 месяцев после опыта, было обнаружено в носу: задержка в развитии раковин, особенно желез, на 5-ом месяце после кастрации обонятельный эпителий оказался дегенеративно-атрофическим; на 10-ом месяце — отмечался распад обонятельного эпителия, который впоследствии замещался последовательно базальными клетками и многоядным цилиндрическим мерцательным эпителием. При кастрации взрослых петухов указанные изменения в слизистой носа наблюдались в значительно более легкой степени. Опыт этот подлежит проверке. Как видим, нормальные соотношения в носу у птиц, в частности — у петуха слабее всего изучены. Очень мало данных имеется в литературе о спонтанной патологии слизистой носа у петуха. Удивительно, как могли авторы строить свой опыт на таком бедном морфологическом материале. Jung и Chavanne (69) наблюдали сильное понижение секреции в носу у кастрированных животных. Отрицательные результаты получил Вирабов (32,33), исследовавший слизистую носа у мышей в отдельные стадии полового цикла. Ozawa (108), после экстирпации верхнего шейного ганглия и перерезки тройничного нерва у кроликов, наблюдал в носу набухание и гиперсекрецию с последующей атрофией слизистой носа. По его мнению, паралич шейного симпатического влечет за собой атрофию и дегенерацию эпителия

слизистой носа с метаплазией мерцательного цилиндрического эпителия в ороговевший многослойный плоский; впоследствии развивается также атрофия костной ткани. Kawai (71) в связи с экстирпацией gangl. cervicale у кроликов отмечает только набухание и гиперемию слизистой. Suzuki (132) кормил морских свинок пищей, бедной витаминами С. Исследование носа у этих животных показало: кровоизлияние в слизистую, надкостницу, кости и в костном мозгу; значительное отслоение надкостницы, атрофичность кости и слизистой, ороговение и перерождение эпителия, атрофию желез, образование в носу корок. (Эксперимент Jamado).

Ряд экспериментов стремится выяснить роль внешних факторов (пыли, газов, резких колебаний температуры) в происхождении ринитов. Хаис (139), Круковер (88), подвергая белых мышей и морских свинок действию пыли в условиях табачного производства, ставили себе задачу проверить клинико-статистические данные о вредном влиянии табачной пыли на слизистую верхних дыхательных путей. Мы имели повод в другом месте (72, 73) указать на ошибочность постановки эксперимента на животном в условиях человеческого труда. Ошибка эта впоследствии повторилась в опыте Винокура и Ратенберга (31), изучавших влияние свинцовой пыли на животных, помещенных в глетное отделение завода «Красный Треугольник» и у Михлина (100), поставившего свой эксперимент в условиях улицы. Основной смысл эксперимента заключается в создании искусственной обстановки, в которой изучаемая причинная связь не затушевывается, как в действительности, целым рядом посторонних моментов. В эксперименте, поэтому, нецелесообразно слепо копировать действительность, тем более неправильно извращать ее механическим переносом животного в условия труда и быта человека. Применявшаяся нами лабораторная обстановка опыта на животных с пылью (73) давало возможность: подбирать определенный сорт пыли, дозировать ее и вводить животному пыль в одну половину носа, оставляя другую половину для контроля.

Вопрос об экспериментальном рините, под влиянием тех или иных факторов, далеко еще не вырешен. Ценность проделанных в этом направлении работ значительно понижается от того, что в них, кроме недостатков методического и организационного порядка, не учитывается еще нормальная гистология и спонтанная патология слизистой носа, взятой, в целом у подопытных животных. Картина слизистой носа у человека и животных в норме сильно меняется у одного и того же индивидуума в зависимости от локализации. Поэтому неправильно, как это

всегда делалось, брать гистологические препараты из носа наугад. При таком способе изучения слизистой носа неизбежны ложные выводы. Например, отсутствие желез, многослойный плоский эпителий, это—нормальное явление на определенных (переходных) участках слизистой носа; те же черты строения толкуются, как метаплазия и атрофия, если они будут отмечены в местах, где в норме полагается быть многорядному цилиндрическому эпителию и железам. Если неизвестно из какой области и отдела взят в носу гистологический препарат, вполне возможно в данном случае смешение патологии с нормой. Отсюда вытекает необходимость применения в изучении слизистой носа макро-и микротопографического метода, положенного в основу нашей работы. Мы считаем, что экспериментальное воспроизведение ринитов у животных является в э. патологии носа первой и основной задачей, которая вместе с тем представляет собою необходимую подготовку к разрешению ряда других более сложных опытов в ринологии, например, по склероме. Но экспериментальные риниты, как мы видели, еще в большей степени, чем озена и склерома, обязывают нас к изучению нормальной морфо-физиологии и спонтанной патологии носа у лабораторных животных.

Патология нарушенного носового дыхания.

Большое число экспериментов в этой области стремится выяснить, какое влияние имеет полное выключение или затруднение носового дыхания на состояние организма подопытного животного. В экспериментальных работах Саратовского института физиологии верхних дыхательных путей доказывается вредное влияние нарушенного носового дыхания на кровообращение в мозгу (Гамаюнов, 38), деятельность сердца (Луков 95), половую сферу (Карпов, 77) и т. д. Okutani (106), закрывая вход в нос у кроликов инъекцией парафина, измерял у них содержание углекислоты в кровяной сыворотке и определял ацидоз в крови, т. е. снижение углекислоты. У молодых кроликов, не дышавших носом, он наблюдал в кости расширение Гаверсовых каналов. Klee winch (87) при экспериментальном ротовом дыхании определял в крови у подопытных животных повышение содержания молочной кислоты на 35%; у людей, страдающих искривлением носовой перегородки, полипами носа, он находил приблизительно такое же повышение молочной кислоты. Эти данные свидетельствуют, будто бы, о состоянии диспноэ в тканях при ротовом дыхании. Ундриц и Засосов (135) поставили себе задачу проверить влияние излишней

ширины носа на дыхательный аппарат. Удаляя у собак носовые раковины и перегородку носа, авторы эти изучали у первой серии животных морфологические изменения, вызванные опытом как в самой носовой полости, так и в отдаленных органах: в миндаликах, в легких, в мозгу; у второй серии животных—роль носа, как барьера против пыли; у третьей серии—вазомоторные функции носа, лишённого раковин. Исследование мозговых оболочек не обнаружило в них патологических изменений, на которые указывает Гамаюнов в связи с выключением носового дыхания. Опыт не отразился на состоянии миндалик, не вызвал задержки в росте и изменений в половой сфере у молодых подопытных животных в противоположность данному, полученным другими авторами. В легких получилось обильное отложение угольного пигмента, отсюда авторы делают вывод, что „барьерная функция носовой полости и в частности разветвленных раковин у собак играет огромную роль в запыленности легких“. Применяв кониометр Оуэнса, Ундриц и Засосов определили, что „уже ротовое дыхание обладает выраженным свойством задерживать пылевые частицы; больше, чем половина их задерживается и только 40% проникает в глубокие части трахей; нос без раковин пропускает 34%, а нормальный нос всего 26% пылевых частиц“... „Повидимому, ротовая полость и патологически широкий нос задерживают лишь наиболее крупные частицы пыли, а более мелкие доходят до легких...“ Выключение носового дыхания у подопытных животных должно повлечь за собой набухание, гипер-или атрофию слизистой носа. Реакция слизистой носа на закупорку у экспериментальных животных плохо изучена. Yoshida (68) при искусственном закрытии левой ноздри у кроликов и морских свинок наблюдал в левой половине носа явления недоразвития и атрофии, а на противоположной (контрольной) стороне rhin. chr. hypertroph. Резко атрофические явления в носу у собак в опыте Ундрица и Засосова не отразились на состоянии мозга, на росте и половой сфере животных. Противоположные данные, полученные Гамаюновым, можно бы объяснить тем, что слизистая в носу у его подопытных животных реагировала на закрытие входа в нос не атрофией, а набуханием или гипертрофией, но автор этот не считает нужным останавливаться на состоянии носа в результате своего эксперимента, и вопрос остается открытым. Фетисов у трех пациентов, страдавших полным отсутствием носового дыхания в течение 3—6 лет, не обнаружил никаких структурных изменений мерцательного эпителия слизистой носа. Паутов и Ласков (110) пришли к выводу, что полученная ими в результате травмы в носу задержание

роста у кроликов зависела от гнояного ринита, которым сопровождалась травма. Здесь правильно учитывалось у экспериментального животного значение присоединившегося во время опыта спонтанного ринита. Ундриц и Засосов, как мы видели, не обнаружили у щенят задержки в росте, несмотря на большую травму в носу.

Общим недостатком опытов по патологии нарушенного носового дыхания является то, что авторы, констатируя параллельность заболевания носа с поражением определенных органов, мало занимаются анализом взаимоотношений между изучаемыми явлениями. Определяя, например, в крови повышение содержания углекислоты или молочной кислоты при затрудненном носовом дыхании, в опыте не выясняется, как и почему это случилось. Ундриц и Засосов, отметив в своем опыте, что при широком носе сильно запыляются легкие, объясняют это явление по Lehmann у нарушением способности носа «поглощать» пыль. Между тем, уже клинические наблюдения и исследования показывают неправильность этой точки зрения. Не только нос, но и рот в состоянии задержать даже тончайшую пыль, но это вовсе не указывает на их высокие барьерные свойства в отношении к пыли. Важно не столько задержать пыль, сколько своевременно и полно удалить ее наружу или провести в желудок. В широком атрофическом носу нарушается не задержка пыли, а удаление ее—это может явиться причиной запыления легких. Пыль, которая задержалась в носу и глотке, как мы это доказали в другом месте (74), имеет ряд возможностей попадать в трахею, следовательно, легкие, независимо от ее величины—при смехе, разговоре, кашле, пении, по тем же самым законам, по которым наблюдается попадание в дыхательные пути крупных инородных тел. Приводимые У. и З. опыты с кониометром Оуэнса не показательны. Колебания в 10—20% в количестве уловленных пылевых частиц, как мы убедились на практике, обычное явление, зависящее от техники подсчета, набора воздуха и ряда других условий, заключающихся вне и внутри этого аппарата.

Более близкое исследование взаимоотношений между носом и другими органами тела обязывает к изучению у лабораторных животных нормальной морфо-физиологии, спонтанной и экспериментальной патологии, не только носа, но и ряда других органов в их взаимной связи с носом.

* * *

Из короткого обзора основных проблем э. ринологии мы видим, что по всем направлениям выявляется необходимость более углубленного изучения нормальной морфо-

физиологии у подопытных животных. Мы считаем, что решение ряда вопросов патологии носа в настоящее время затрудняется, в первую очередь, плохо разработанной описательной и сравнительной морфологией носа. Недостаточность морфологического базиса тормозит развитие э. патологии носа. Каких результатов можно ожидать от экспериментов, если в них не может быть правильно учтена нормальная анатомия и гистология у подопытного животного, если экспериментатор не в силах посмотреть на объект опыта под историко-биологическим углом зрения? Значение целого ряда экспериментов на слизистой носа у животных обесценивается, как мы это неоднократно указывали, тем, что в них не учитывается морфология носа у подопытного животного. Бедность сведений о носе у лабораторных животных является лучшим свидетельством низкого уровня развития э. ринологии.

Для того, чтобы поднять э. ринологию на новую высоту, необходимо, в первую очередь, обратить внимание на описательную и сравнительную морфологию носа. На данном этапе развития ринологии это, по нашему мнению, является ближайшей задачей. Чтобы выполнить ее, целесообразно начать с изучения носа у двух групп животных: лабораторных и домашних.

Лабораторные животные, вследствие широкого применения их в повседневной практике наших биологических, физиологических, пат-физиологических и др. лабораторий, являются наиболее изученными с различных точек зрения. Лабораторные животные используются не только для экспериментальных, но также для учебных и медицинских производственных целей. Гистолог, эмбриолог, обучая готовить или демонстрируя препараты, берет материал большей частью от лабораторных животных; биолог обучает на них законам наследственности, роста, регенерации, питания, размножения и т. д.; бактериолог пользуется ими для серологической диагностики, для приготовления вакцин, сывороток. Таким образом, на лабораторных животных не только ставятся новые эксперименты, но на них повторяются и проверяются в ежедневной практике уже проведенные с определенным результатом опыты.

Изучая тот или иной орган, мы не можем рассматривать его вне зависимости от организма, часть которого он составляет. Существует целый ряд корреляций между формой и строением носа с одной стороны и эндокринной системой, легкими, мозгом (Rhinoencephalon) и т. д.—с другой. Кроме того, мы уже указывали, что для полного понимания изучаемого органа необходимо рассматривать его в фило-и онтогенетическом разрезе. С этой точки зрения

выгоднее изучать нос у животного, общая биология, анатомия и физиология которого хорошо разработаны. Особенно это важно для экспериментальных целей. В этом отношении лабораторные животные представляют собой наиболее благодарный материал, который должен быть использован в первую очередь. Изучение носа у лабораторных животных является необходимой предпосылкой дальнейшего развития э. ринологии и внедрения ее в преподавание.

Домашние животные—это вторая группа животных, которая должна быть использована для морфологического изучения и опытов в носу. Во многих случаях одно и то же животное является лабораторным или домашним в зависимости от того, где оно культивируется (собака, кролик). Некоторые домашние животные, употребляемые часто для лабораторных целей, вследствие своего распространения, настолько доступны, что считается излишним постоянно иметь их в разводке непосредственно в лаборатории (курица). Морская свинка на родине (Южная Америка)—домашнее животное, у нас исключительно лабораторное. Всестороннее изучение домашних животных стимулируется их хозяйственным значением. Разведение домашних животных само по себе очень часто является экспериментом, который был гениально использован Дарвином. «В начале моих исследований», говорит Дарвин, «мне представлялось вероятным, что тщательное изучение домашних животных и возделываемых растений доставило бы лучшее средство для того, чтобы разобраться в этом темном вопросе (изменчивость и приспособляемость организмов. Г. К.). И я не ошибся; как в этом, так и во всех других запутанных случаях я всегда находил, что наши сведения об изменении домашних пород, несмотря на их неполноту, всегда служат лучшим и самым верным ключом. Могу по этому поводу высказать свое убеждение в особенной ценности подобных изучений, несмотря на то пренебрежение, в котором они обыкновенно находились у натуралистов» (57). По словам Геккеля: «Бесконечное разнообразие в изменении форм, которые человек произвел искусственно на организмах, сделанных им домашними, благодаря искусственному отбору, имеет чрезвычайное значение для истинного понимания форм растений и животных. Тем не менее, это изучение домашних форм было заброшено зоологами и ботаниками до самого последнего времени возмутительнейшим образом». Учение Дарвина „положительно разбило искусственную границу между наукой и жизнью... по крайней мере в сфере биологических явлений. С этого времени каждый человек, занимающийся по своей житейской профессии разведением

живых существ или пользующийся ими для каких-либо практических целей, увидел себя участником того «опыта в гигантском масштабе», который производился и производится с тех самых пор, когда человеческая раса нашла нужным для своих собственных целей извлечь некоторые растения и некоторых животных из их дикой вольной жизни и перевести в домашнее состояние (Тизельтон-Дайер, цит. по Презент'у). Когда «скотовод» Джон Себрайт, на селекционные работы которого опирался Дарвин, говорит: «Я берусь произвести какое угодно перо в три года, но мне нужно 6 лет, чтобы получить желаемую форму головы или клюва», — это слова настоящего экспериментатора. Приведенные цитаты достаточно характеризуют значение домашних животных, как материала для морфологического изучения. Они сохранили свою силу и значение до настоящего времени. Знания наши по морфологии носа у домашних животных поражают своей бедностью, даже у таких хорошо изученных объектов, как лошадь, овца, корова.

Только изучение морфологии носа у лабораторных и домашних животных с применением историко-биологического и экспериментального метода сделают этот материал пригодным для целей э. патологии носа. Описательная и сравнительная морфология носа у подопытных животных является теми «азами» э. ринологии, через которые никак нельзя перескочить «прежде, чем пытаться взойти на ее вершины».

Г л а в а II.

ОБЩИЙ ОЧЕРК ФИЛО-И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ НОСА И ПРИДАТОЧНЫХ ПОЛОСТЕЙ У ПОЗВОНОЧНЫХ (ОТ РЫБЫ ДО ЧЕЛОВЕКА).

„Современные организмы должны быть поняты на основании истории, как современное знание на основании истории знания. Признавая вполне могущество экспериментального метода, мы в то же время сознаем, что его одного недостаточно для объяснения всей совокупности явлений, совершающихся в организмах, что для этого необходимо еще возможно полное восстановление их исторического прошлого“.

К. Тимирязев.

„Исторический метод в биологии“, 1922 г., стр. 36.

В большинстве случаев нос рассматривается только, или, главным образом, как орган обоняния. В больших руководствах по анатомии, гистологии и физиологии человека и животных нос описывается в отделе „органы чувств“, в отделе же „органы дыхания“ носу отводится очень мало места. Между тем, нос, как увидим, уже с амфибий и даже у некоторых видов рыб, наряду с обонянием, выполняет важные функции в акте дыхания. Нос млекопитающих является результатом длительной эволюции, обусловленной, в первую очередь, ролью в естественном отборе двух факторов: обоняния и дыхания. Поэтому правильно будет здесь рассмотреть нос отдельно, как орган обоняния и дыхания.

Нос, как орган обоняния.

Несколько слов о физиологии обоняния. Адекватное раздражение обонятельных клеток слизистой носа происходит от пахучих веществ. Запах того или иного вещества, по одним авторам, зависит от химического строения последнего; по другим—при этом играют роль осмофорные (одориформные) атомные группы в молекуле. Предполагается, что от пахучих веществ постоянно отделяются в окружающую среду (воздушную, водную) малейшие частицы, которые вместе с дыхательным воздухом поступают в regio olfactoria. Существует несколько гипотез, объяс-

няющих процесс обоняния в слизистой носа. Раздражение обонятельных клеток вызывается, повидимому, пахучими веществами, растворенными в слизи, покрывающей обонятельный эпителий (И. Мюллер), или же с помощью ольфактохимических процессов, происходящих в месте соприкосновения пахучих частиц с обонятельными волосками (Цвардемакер). Возбуждение обонятельных клеток происходит только при движении воздуха (*resp.*, воды), содержащего пахучие вещества. Поэтому запахи ощущаются гораздо лучше при коротком быстром вдохе (обнюхивании), слабее—при спокойном дыхании, при котором воздух почти не достигает верхних отделов носа. Непpling (44) различает 6 ощущений обоняния у человека: пряного, цветочного, фруктового, смолистого, ароматного и гнилого и считает все остальные запахи, как комбинации или переходы этих 6 основных ощущений. Zwardemaaker (145) говорит о 9 основных запахах. Многие авторы признают присутствие особых нервных окончаний для определенных запахов. В пользу этого взгляда говорит, наблюдаемое часто, утомление для одного определенного запаха, в то время, как восприятие других запахов не нарушается. Надо отличать качество обоняния от его остроты (тонкости). Острота обоняния определяется максимальным расстоянием, на котором данный запах одной и той же силы воспринимается разными индивидуумами. Качество обоняния определяется гаммой запахов, которые способен различать (дифференцировать) данный субъект. Возможно острое, качественно-низкое обоняние (аналогия: острый, но музыкально слабый, слух). Высокое качество обоняния предполагает более совершенное строение обонятельного центра и проводящих путей в мозгу. С. и О. Vogt (136) доказали, что обонятельный корковый центр у человека гистологически отличается признаками не рудиментарного, но, наоборот, более высокого развития по сравнению с животными. Встречающееся часто, даже в новейших руководствах, утверждение о рудиментарности обоняния у человека основано на смешении понятия об остроте и качестве обоняния. В общем, чувствительность органа обоняния очень высока,—минимальнейшее количество пахучего вещества достаточно, чтобы вызвать ощущение запаха.

Большинство живых существ обладают специфическим запахом, характерным для пола, рода и индивидуума. Так как пахучие вещества имеют высокий молекулярный вес, запах их долго удерживается на месте. Без сомнения, специфические пахучие вещества играют большую роль в поведении животных при отыскании и контроле пищи, в половом подборе и т. д.

Роль обоняния в поведении позвоночных животных: у рыб, амфибий, рептилий, млекопитающих. Обоняние—одно из наиболее древних внешних чувств. Уже у наиболее примитивного—бесчерепного-позвоночного, у ланцетника, мы видим два органа чувств: глазное пятно и обонятельную ямку; орган слуха у него отсутствует. Обоняние у рыб, повидимому, весьма острое. Мнение некоторых авторов (см. у Воячека (36); согласно Савельеву (126), Kessler, Wagner, Bernstein и друг.) будто у рыб обоняние слабое, не соответствует действительности. Ряд других исследователей (Veit Graber (54), Aronsohn (4) и друг.) высказывается в обратном смысле. На обоняние у рыб указывает еще Plinius. Удильщики знают, как хорошо рыба привлекается запахом. Ставились следующие опыты (78): в аквариуме с *Spheroides maculatus* подвешивались два пакета: один с мясом, другой пустой, в течение одного и того же промежутка времени первый пакет был укушен 119 раз, второй 18 раз. Когда в этом эксперименте обоняние было выключено завязыванием ноздрей шелковой нитью, подопытные животные совсем перестали обращать внимание на пакет с мясом. Акулы обычно быстро находят мясо краба, но при искусственно закрытых ноздрях теряют эту способность. По мнению Грегори у акул орган обоняния играет в акте отыскания и хватания пищи первую и главную роль. Он так описывает этот акт: „в мозгу обонятельные ощущения вызывают раздражение двигательных нервов, управляющих глазными мышцами, и нервов, управляющих мышцами туловища, в результате чего акула поворачивается и движется по направлению к источнику запаха... Как только пища достигнута и возбуждение обоняния, зрения и друг. чувств достигло наибольшей силы, просходит судорожное расширение челюстей, пища схватывается зазубренными зубами, челюсти закрываются с силой медвежьего капкана и пища заглатывается“. Veit Graber подносил к поверхности воды капиллярные трубочки с пахучими веществами и наблюдал при этом у рыб реакцию на запах. Aronsohn пролитывал муравьиные яйца *ol. caryophyllorum* или *Assa foetida* и бросал их в воду. Рыбы не дотрагивались до этих яиц. В последних двух опытах не исключена роль вкусового чувства, поэтому они менее показательны. Не надо забывать, что для рыб проводником запахов служит вода, для наземных—воздух. Это в корне меняет весь ход процесса восприятия запахов у рыбы по сравнению с обитателями суши и делает трудно отличимым у первых обоняние от вкусового чувства, так как в том и другом случае непосредственно анализируется вода. У наземных запахи проводятся исключительно через воздух, не тре-

бующий вкусового контроля. В экспериментах, ставящих себе задачу выявить количественную и качественную способность рыб к обонянию, не редко трудно сказать, уловило ли подопытное животное запах органом обоняния или вкуса. Арандаренко (3) и другие авторы, поэтому, справедливо сомневаются в результатах опытов Aronsohn'a и друг. Только путем исключения (закупоривания, зашивания) ноздрей удастся, как мы видели, выяснить более точно роль обонятельного органа у водных животных. Безусловно обоняние в водной и воздушной среде нельзя отождествлять, но в том и другом случае в основе лежит одна и та же способность с помощью специального органа анализировать (распознавать) на расстоянии объект по характеру распространяемых им в окружающую среду (воздух, воду) мельчайших частей. Анализ на расстоянии роднит обоняние со зрением. То и другое служит для того, чтобы направить движение животного, помочь ему ориентироваться в пространстве для разных целей (отыскание пищи, спасение от врагов, половой подбор и т. д.). Совсем другая роль вкусового чувства: непосредственно оценить качество введенной в рот пищи. Правда, путем обоняния животное также определяет пригодность воды для питья, воздуха для дыхания, но эта роль обоняния, повидимому, второстепенная. Основным критерием степени обоняния у рыб может служить только сила анализа на расстоянии в соответствии со скоростью распространения данного пахучего вещества в водной среде. В общем необходимо указать, что вопрос об обонянии у рыб, о распространении запахов в воде, об отличии процесса обоняния от вкуса в водной среде, — недостаточно еще разработан. Не выяснено также, имеет ли обоняние у рыб значение в половом подборе, как это наблюдается у млекопитающих и насекомых. Дарвин в своей книге «Происхождение человека и половой подбор», говоря о вторичных половых признаках у рыб, не останавливается на обонянии, может быть, потому, что этот признак у рыб гораздо труднее установить, чем рост, цвет и т. д.

У амфибий, как и у рыб, обоняние имеет важное значение в акте отыскания пищи. Тритон по запаху замечает добычу на известном расстоянии (Matthes (97). Если у тритона закрыть вход в нос коллодийной повязкой, он теряет способность ориентировки с помощью обоняния. После удаления повязки роль обоняния в отыскании пищи восстанавливается. Чтобы исключить зрение, тритоны ослеплялись и оказалось, что слепые тритоны находили кусочки дождевых червей, комочки ваты, смоченные соком из червей, ориентируясь на расстоянии по запаху. Однако,

в поведении амфибий зрение гораздо сильнее, чем у рыб, конкурирует с обонянием. У лягушки, например, акт схватывания пищи начинается не с обонятельного ощущения (как мы видели у акулы), но с зрительного. Как известно, лягушка хватается только движущуюся (следовательно, живую) пищу. Если муха, например, неподвижна (мертва), лягушка, кабы она ни была голодна, ее не тронет. Точно также известно, что жабы при всей своей прожорливости, даже сильно голодные, не едят мертвых животных. Привыкая к человеку, они едят с руки, но только живое и движущееся. Для того, чтобы убедиться в том, что акт хватания пищи у амфибий связан с зрительным ощущением, получаемым от движущегося предмета, — можно сделать следующий простой опыт. На булавку насаживают мертвую муху; если держать ее неподвижно перед лягушкой, последняя ее не тронет. Стоит только пошевелить булавку с мухой, как лягушка выбрасывает язык и ударяет им по мухе, чтобы захватить ее. Так как муха прикреплена, лягушка принимает язык обратно пустым, однако после этого, лягушка делает глоток с закрыванием глаз (у лягушки при закрывании глаз содержимое орбит втягивается в рот и участвует, таким образом, в акте глотания). Движение мухи или червя вызывает у лягушки сначала фиксацию взгляда, затем она двигается или поворачивается к движущейся добыче, чтобы выбрасыванием языка схватить ее. Если сравним акт схватывания пищи у акулы и лягушки, мы увидим существенную разницу, — у акулы акт этот начинается обонятельным ощущением, у лягушки — зрительным. В соответствии с этим наблюдается, что зрение у амфибий развито значительно выше, чем у рыб. В частности, у лягушки глаза совершеннее, чем у рыб.

Необходимо учитывать, что орган обоняния у амфибий способен воспринимать запахи в водной и воздушной среде (Matthes). Тритон, вынутый из воды, выталкивает изо рта и носа воду и способен после этого обонять в воздухе. Если принять во внимание, что при обонянии в воздушной среде пахнущие частицы перед тем, как быть воспринятыми периферическими обонятельными клетками, растворяются в покрывающем обонятельную слизистую секрете, переход от обоняния в воде к восприятию запахов в воздухе не труден при условии существования желез, увлажняющих слизистую. Надо думать, что переход в новую среду не мог, по крайней мере на первой ступени, не отразиться на силе и качестве обонятельной способности. Не потому ли усиленно начинает развиваться у амфибий зрение? Нам неизвестно, ставились ли опыты с целью выяснить сравнительную силу и качество обоняния у ам-

фибий и рыб. Matthes систематически исследовал у тритона изменения в способности обоняния в связи с быстрым переводом его из одной среды в другую (из воды на воздух). Оказалось, что тритоны, когда они ведут водный образ жизни (например, в период течки), не способны быстро переходить от обоняния в воде к восприятию запахов в воздухе,—обоняние в воздухе устанавливалось у них только через несколько дней. Наоборот, тритоны, ведущие амфибиотический образ жизни, например, в неволе, способны быстро приспосабливать свое обоняние к обоим средам. У амфибий, как у рыб, мало известно значение обоняния в половом подборе. Гольц считал, что лягушка-самец отыскивает самку в период течки с помощью обоняния (цит. по Вашманн'у (5)).

В поведении рептилий и птиц, в общем, зрение еще больше, чем у амфибий, берет перевес над обонянием при распознавании добычи. Однако, значение обоняния в поведении рептилий гораздо больше, чем раньше думали. Долгое время в специальной литературе придерживались мнения Lenz'a (93), что обоняние у рептилий очень слабо развито и компенсируется тонкой осязательной способностью языка. Только Wepner в 1902 г. стал на новую точку зрения и доказал, что все рептилии воспринимают остро пахнущие вещества (алкоголь, формол); уж кольчатый исключительно по запаху в состоянии отличить *Rana esculenta* от *Rana temporaria*. По той уверенности, с которой змеи, питающиеся мышами, преследуют по следам свою добычу, можно думать, что обоняние у них достаточно развито. R. Schweizer (1910), Reppert (1913), Orloff (1922), Junghaus (1922) тоже опубликовали ряд наблюдений, свидетельствующих о том, что рептилии способны с помощью обоняния отыскивать добычу (цит. по Вашманн'у). Bromann (12) доказывал, что выбрасывание языка у змей связано с функцией Якобсонова органа, следовательно, с обонянием,—взгляд, который нашел отражение во многих позднейших работах. Вашманн (5), на основании экспериментов, представляет следующим образом процесс отыскания и хватания пищи у гадюки и роль в этом обоняния: голодная гадюка по запаху нападает на след мыши и преследует добычу до входа в нору, где спокойно без движения поджидает выхода намеченной жертвы. В случае появления мыши из своего убежища, она подвергается ядовитому укусу гадюки, при этом в большинстве случаев жертва гадюкой не удерживается, убегает и прячется. Reppert считал, что ящерицы ориентируются в пространстве, главным образом, с помощью зрения. Змеи—осязанием и обонянием. Обоняние имеет определенное значение в половом подборе у рептилий. В богатом ма-

териале, собранном Дарвиным по этому вопросу, мы нашли только несколько фактов, касающихся рептилий. У крокодилов в период размножения подчелюстные железы выделяют секрет с мускусным запахом. Пахучие железы встречаются также у змей и ящериц. „Так как самцы большинства животных“, говорит Дарвин (том 3-й, стр. 373) „ищут самок, то эти пахучие железы, вероятно, служат скорее для того, чтобы возбуждать или пленять самку, чем для указания места, где находится самец“. Вауша экспериментально доказал, что гадюки (*Viper aspis*) в период течки находят друг друга по запаху. Самец возбуждается запахами, исходящими от самки или ее следов. Запах соперника определяет бой между самцами; самка под влиянием запаха самца раскрывает клоаку; обонятельные ощущения являются причиной так-называемых свадебных игр у гадюк.

Очень мало известно о роли обоняния в поведении птиц. Среди птиц также встречаются виды, в которых самец издает мускусный запах. Дарвин (т. II, стр. 379) приводит наблюдение Рамсея относительно австралийской мускусной утки (*Biziura lobata*): «запах, издаваемый самцом в летние месяцы, свойствен только этому полу и у некоторых особей остается на весь год. Никогда, даже в пору спаривания, не случилось мне застрелить самку, которая имела бы хоть легкий мускусный запах». Запах этот, по его наблюдению, в пору спаривания так силен, что чувствуется гораздо раньше, чем можно увидеть птицу.

У млекопитающих орган обоняния может достигать высокого развития, однако, среди млекопитающих, как и среди рыб, способность обоняния не представляет собой постоянной величины у всех видов, и сильно меняется в пределах одного и того же класса. При этом у тех видов, в поведении которых восприятие запахов не играет роли, орган обоняния претерпевает обратное развитие. У млекопитающих, живущих, главным образом, на воде, например, у дельфинов, обонятельные доли и обонятельный нерв атрофированы. Повидимому, у млекопитающих, совершивших обратный переход для обитания с суши в воду, потерянная в свое время способность восприятия запахов в водной среде не восстанавливается; обоняние же в воздухе для них является излишним, так как они добывают себе пищу из воды. В результате мы видим у них признаки редукции обонятельного органа. Среди млекопитающих мы находим примеры высшего приспособления к восприятию запахов в воздухе, аналогично тому, что некоторые виды рыб дают образцы высокой ориентировки по запаху в водной среде. Как общее правило, обо-

нение лучше всего развито у наиболее подвижных на земле и в воде животных, следовательно, более других нуждающихся в ориентировке на расстоянии. Однако, у некоторых животных, как, например, у известных американских воюючек, издаваемый ими запах служит для защиты от врагов. Землеройки (*Sorex*) не подвергаются нападению хищников вследствие плохого запаха, который распространяется у них секретом брюшных желез. Относительно собак доказано, что они не только обладают острым обонянием, но способны анализировать сумму запахов на отдельные. По Scheidler'у (150) острота обоняния у собак больше, чем у человека, почти в 11.500 раз. Охотничья собака находит дичь по запаху на расстоянии 800—1000 метров. В темноте леса, при шуме деревьев слух и зрение мало ей помогают, нюхом же она прекрасно «нападает на след». Известно, острое обоняние у собак ищет. Американский бизон по Houzeau (53) чует приближение человека на расстоянии 13.000 метров. По Бремю у волков обоняние развито лучше других органов чувств; лисицы же превосходят по обонянию собак. Вульф (по Савельеву) считает, что обоняние имеет в поведении животных большее значение, чем зрение и слух, так как дает возможность ориентироваться относительно предметов, недоступных их зрению и слуху. Дикая свинья по запаху находит под землей съедобные корни, горные козлы, бараны, пользуясь ветром, на большом расстоянии чувствуют приближение врага и т. д. У многих других видов млекопитающих (диких и домашних) обоняние значительно слабее. Очень трудно учесть значение обоняния в половом подборе у млекопитающих. Во многих случаях у самцов встречаются пахучие железы, при чем секреторная деятельность их усиливается в период размножения, например, железы на морде самца-слона. Кастрация останавливает развитие этой железы. Самцы некоторых видов оленей издают очень сильный и постоянный запах. Дарвин (т. 2, стр. 529) рассказывает: „На берегах Ла-сампестрис на расстоянии полумили от стада по ветру; шелковый платок, в котором я принес домой оленю шкуру, после частого употребления и стирки сохранил при развешивании следы этого запаха в течение одного года и семи месяцев. Это животное не издает своего сильного запаха раньше однолетнего возраста, а при кастрации в раннем возрасте никогда не издает его“. Развитие пахучих желез путем полового подбора Дарвин объясняет тем, что „наиболее пахучие самцы имеют наибольший успех в приобретении самок и оставляют большее число потомков, могущих наследовать их постепенно совершенствую-

щиеся железы и запах" (стр. 530). В связи с пахучими железами у самцов млекопитающих, Дарвин повторяет свое мнение, что: «в большинстве случаев, когда в период размножения один самец издает сильный запах, последний, вероятно, служит для возбуждения и привлечения самки». Он предупреждает о том, что в этих случаях человек «не должен судить по собственному вкусу, потому что известно пристрастие крыс к некоторым эфирным маслам, а кошек к валерьяне,—веществам, которые для нас далеко не привлекательны». Во многих случаях пахучие железы встречаются у обоих полов, только у самцов они крупнее, чем у самок. Надо полагать, что наличие пахучих желез косвенно указывает на известную роль обоняния в поведении обоих полов данного вида: самец и самка пользуются обонянием при выслеживании добычи; самец, кроме того, по запаху отыскивает самку, а на самку ощущение запаха самца может действовать возбуждающим и привлекающим образом. Нам неизвестны работы, в которых более или менее систематически был бы разобран вопрос о различиях в силе и качестве обоняния у самцов и самок отдельных видов млекопитающих.

Обезьяна в своем поведении больше полагается на зрение. Также у человека обоняние отступает на задний план по сравнению с зрением и слухом. Однако, и у человека и у обезьяны орган обоняния представляет собою еще очень мощное приспособление, которое далеко не в полной мере нами учитывается. Доказана сильная чувствительность человеческого носа к запахам: меркаптан различается им в разведении 1:23000000 миллиграмм на литр воздуха; следовательно, реакция на обоняние в 250 раз чувствительнее, чем слабейшая натронная реакция при спектральном анализе (Воячек). У парфюмеров, фармацевтов путем упражнения сильно развивается способность распознавать запахи определенной группы (Савельев). Ноппеан указывает на негров, которые, руководствуясь только запахом, различают знакомых им людей. Vardropp (цит. по Савельеву) говорит о такой же способности у одного слепо-глухо-немого мальчика. Henning (44) ясно доказал, что «физиологическая ценность обонятельного органа у диких народов совершенно не отличается от цивилизованных народов» (цит. по Brunner, у (17). Zwardemaaker, Henning считают, что никакой орган чувства человека не может сравниться с обонянием по силе ассоциаций и восприятия. По их мнению, в отношении качества обоняния, человек превосходит животных. Henning высчитал, что хороший нос замечает присутствие сильного пахучего вещества в 100000 раз сильнее, чем это доказывается путем спектрального анализа и химически.

Для высших млекопитающих, особенно для человека, характерно не острота обоняния, а способность анализировать запахи и психические рефлексы на них. Известно пристрастие человека к запахам духов, пахнущим цветам. О значении обоняния у человека косвенно свидетельствует развитие парфюмерной промышленности. Мы знаем, что у человека определенный запах может, как песня, будить рой далеких воспоминаний, возбуждать или угнетать, портить настроение.

Высшие центры и проводящие пути органа обоняния. Нос является только периферическим отделом (рецепторным аппаратом) органа обоняния. Мы не можем рассматривать нос филогенетически вне зависимости от обонятельного нерва и высших центров обоняния в мозгу. В самом начале надо отметить следующую важную особенность во взаимоотношениях обонятельного и зрительного нервов—двух древнейших нервов—с периферическими клетками: в то время, как в других органах чувств (напр., в Кортиевом органе, в осязательных тельцах, вкусовых луковицах) отходящий от них нерв только соприкасается с расположенным на периферии нервноэпителием, в органе обоняния и зрения воспринимающие периферические клетки непосредственно продолжают в нерв.

Как общее правило, у позвоночных от полушарий мозга отходит два выступа—обонятельные доли (*lobi olfactorii*), от которых берут начало обонятельные нервы. Доли эти или являются непосредственным придатком полушарий или отделяются от них длинной перетяжкой (*tractus olfactorius*). У низших позвоночных волокна обонятельного нерва начинаются от *corpora striata* (базальные ганглии), но с развитием коркового слоя образуется новый обонятельный центр в Аммониевом роге (*hippocampus*). Это перемещение в процессе филогенеза обонятельного центра объясняют тем, что первоначальный *pallium* (*archipallium*), играющий у низших позвоночных роль обонятельного центра, оттесняется нарастающим *Neopallium* к обращенной вниз и внутрь стенке полушария, на которой и возникает зачаток нового обонятельного центра *hippocampus*.

Как мы видели (стр. 6), Мау и De Villier экспериментально доказывают зависимость этого перемещения от изменений, происшедших в процессе филогенетического развития в расположении периферических окончаний аксонов.

Уже у круглоротых (*Cyclostomata*), наиболее примитивных черепных позвоночных, имеются большие парные обонятельные доли, от которых с каждой стороны

отходят по обонятельному нерву к непарной обонятельной ямке. Последнее обстоятельство дало повод для выделения круглоротых в особую группу моноринных, хотя мы имеем у них неполную (периферическую) моноринию. Обонятельные доли у круглоротых не резко отделяются от полушарий. У рыб, отличающихся более высоко развитой нервной системой, чем круглоротые, обонятельные доли (как и зрительные бугры) сильно развиты. Обонятельные доли нередко отделяются от полушарий длинным *tractus olfactorius*, а у двудышащих рыб (*Dipnoi*) начинается развитие *hippocampus*'а. У акул (селахий) от переднего мозга отходят большие обонятельные доли иногда на ножках (*tractus olfactorius*). У селахий, ганоилов и дипнои, кроме п. *olfactorius* отмечается добавочный нерв, который Шимкевич обозначает, как „0“ (нулевой)—п. *praeolfactorius* (п. *terminalis* других авторов), отходящий от переднего мозга к обонятельному органу. Некоторые авторы считают его обособившейся ветвью обонятельного нерва. Гомолог п. *praeolfactorii* у многих *amniota* иннервирует отдельный участок носовой полости, или Якобсонов орган. У амфибий и *amniota* описывается особый нерв *vomeronasalis*, который, возможно, гомологичен упомянутому п. *praeolfactorius*. У амфибий головной мозг находится сравнительно на низкой ступени развития (в некоторых отношениях он напоминает даже мозг круглоротых), обонятельные доли неясно отграничены от полушарий. Однако, у *Gymnophion*'а височные доли хорошо выражены и имеется зачаток *hippocampus*'а. У рептилий большей частью обонятельные доли соединены с полушариями посредством *tractus olfactorius* и состоят из луковицы (*bulbus olfactorius*) и стебельков (*pedunculi olfactorii*). У птиц в связи с слабым развитием обоняния, обонятельные доли очень малы.

Мозг млекопитающих характеризуется чрезвычайным развитием полушарий и мозжечка. Обонятельные доли у разных видов млекопитающих не одинаково развиты. У человека *Rhinencephalon* развит относительно слабо. К обонятельному мозгу у человека относится *bulbus*, *tractus* и *tuber olfactorius*, *substantia perforata ant.*, *hippocampus*. *Bulbus olfactorius* у взрослого человека резко отграничен от *tractus*, у детей незаметно в него переходит. Нижней своей поверхностью *Bulbus* лежит на *lam. cribrosa* и принимает здесь в себя *fila olfactoria*. Целый ряд примеров говорит в пользу того, что по размерам обонятельного мозга можно судить о роли обоняния в поведении данного вида. У животных, которые мало пользуются обонянием, *Rhinencephalon*, как правило, редуцируется. Н. Brunner (17) делает такое наблюдение: у человека правый *tractus olfactorius* очень часто бывает заметно уже левого. Henning и др.

доказали, что у человека обоняние слева, обыкновенно, острее, чем справа. Однако, по размеру Rhinencephalon нельзя судить о качестве обонятельной способности данного вида. Мы приводили выше мнение Henning'a, Zwaardemaaker'a о высоком качестве человеческого обоняния. Henning, Brunner доказали, что Rhinencephalon у человека неправильно обозначается, как рудиментарный. Наоборот, по их мнению, в корковых центрах обоняния у человека отмечаются гистологически признаки более высокого развития, чем у других животных.

Степень развития обонятельного мозга послужило Broca (13) основанием для деления млекопитающих на три категории: макро-микро-и anosматов. Он относит к макро-сматическим млекопитающим: неполнозубых, копытных, хищных, грызунов, двуутробок; к микро-сматическим: ластоногих, китообразных, обезьян, человека; к anosматическим: дельфинов. Как видно, по этому подразделению огромное большинство млекопитающих относится к макро-сматам.

Рецепторный аппарат органа обоняния. У дышащих водой (жабрами) позвоночных периферический орган обоняния помещается в углублении кожи, расположенном большей частью на дорзальной стороне головы выше рта (у селажий на нижней—вентральной—поверхности головы). Углубление это может удлиняться и принять, таким образом, форму борозды (акулы). Срастание свободных краев борозды превращает ее в канал (двудышащие рыбы). Если это срастание краев происходит только в средней части борозды (осетры), образуются на каждой стороне головы две ноздри—передняя и задняя. Через первую—обоняемая вода входит, через вторую—выходит. У двудышащих рыб один конец обонятельного канала открывается в полость рта. Периферический орган обоняния большей частью парный, только у круглоротых мы встречаемся с периферической моноринией (обонятельный нерв и обон. доли, как мы видели, у них парные). Многие авторы считают, что монориния круглоротых—вторичная, являясь результатом слияния пары органов в связи с паразитическим образом жизни. У ланцетника полная монориния.

В обонятельной ямке вода застаивается (задерживается); в борозде, канале—вода протекает с одного конца в другой; в канале, сообщающемся со ртом, обоняемая вода, повидимому, может активно присасываться, все равно, как мы, принюхиваясь к какому нибудь запаху, активно втягиваем воздух. Рыбий нос (ямка, борозда, канал) только частично выстлан обонятельным эпителием, здесь встречаются также мерцательные или просто эпителиальные клетки

и даже образования, напоминающие вкусовые луковицы. Обонятельные клетки на свободной своей поверхности снабжены волосками, на внутренней стороне обонятельные клетки продолжают центропетально в виде волокон п. olfactorii. Как мы указывали выше, такой непосредственный переход периферических чувствительных клеток в нерв является отличительной чертой для двух органов чувств—зрения и обоняния. Схема строения обонятельного эпителия у человека и др. позвоночных совпадает. Обонятельное поле в носу уже у простейших позвоночных сильно увеличивается вследствие образования складок слизистой. В поперечном разрезе, поэтому, обонятельная ямка (борозда, канал) имеет форму розеток. У некоторых рыб строение этих складок сильно усложняется (Polypterus), у других—наблюдается редукция обонятельного поля. По наблюдению Иог. Мюллера, Видерсгейма (цит. по Шимкевичу), у некоторых видов Tetrodon (один из отрядов Teleostei) вместо наружных носовых отверстий имеются плотные щупальца, в центре которых проходит п. olfactorius, а иногда щупальца отсутствуют и обонятельный нерв оканчивается у маленького пигментного пятнышка кожи,—у Tetrodon, следовательно, совсем нет обонятельной полости. Способностью активного обоняния обладают, повидимому, только те рыбы, которые вследствие сообщения носового канала со ртом имеют возможность присасывать воду.

Подробности о рецепторном аппарате у амфибий и птиц см. гл. V и VI. У амфибий в носу произошло разделение обонятельного поля на две области: нижне-заднюю и передне-верхнюю. Соответственно этому выступает двойная иннервация обоняния в носу (п. olfactorius и п. praefactorius), которая встречается, как мы видели, уже у селажий, ганоидов и двудышащих рыб. У млекопитающих вторая область оформляется в Якобсонов орган. До сих пор является загадкой, связано ли это удвоение с различиями в обонятельной функции или является усилением одного и того же чувства. По мнению некоторых авторов, с помощью Як. органа обоняется принимаемая в рот пища. Брошан считает, что Як. орган является органом водного обоняния (ein Wassergeruchsorgan). Matthes отрицает, на основании произведенных им экспериментов с тритонами, значение Я. о. для обоняния в воде, считая, что основной орган обоняния тритона способен воспринимать запахи в обоих средах. Он полагает, что Я. о. выполняет какую-то пока неизвестную функцию.

У птиц обонятельный эпителий локализуется только на верхней раковине. Я. о. у змей и ящериц сохраняется во взрослом состоянии, а у черепах, крокодилов и

многих птиц встречается только в эмбриональном периоде. Полость Я. о. у змей и ящериц совершенно отделяется от носа, сообщаясь только с ртом.

У млекопитающих собственно-обонятельная область локализуется в слизистой, покрывающей этмоидальные раковины. Я. о. заключен у них в нижний отдел перегородки носа на границе с ротовой полостью, которая большей частью у млекопитающих сообщается с носом Стенсоновым протоком. Изменение в размерах собственно обонятельной области у разных видов млекопитающих происходит, главным образом, за счет этмоидальных раковин (*ethmoidoturbinalia*), число которых сильно варьирует. Считается, что у животных с сильно развитым обонянием число этмоидальных раковин больше, они длиннее и имеют более сложную форму. По некоторым авторам, обонятельные валики могут встречаться в лобной и основной пазухах. У млекопитающих в отличие от амфибий, рептилий и птиц мы видим высокое приспособление к восприятию запахов в воздушной среде. Морфологическим выражением этого, повидимому, является развитие этмоидальных раковин и образование нового обонятельного центра в *hypocampus*. У млекопитающих, живущих в воде (дельфин, кит), мы видим редукцию обонятельного органа. Я. о. у млекопитающих хорошо развит у яйцеродных сумчатых, неполнозубых, копытных, насекомоядных и грызунов. У некоторых млекопитающих (лошадь) Я. о. находится в сообщении только с носом. У человека Я. о. нормально редуцируется на девятом месяце утробной жизни, но иногда в виде аномалии *for. incisivum* и даже весь орган может сохраняться и постэмбрионально. У человека этмоидальное обонятельное поле также является в известной степени редуцированным. Brunn (16) методом реконструкции установил форму и размеры обонятельного поля у двух казненных людей. В обоих случаях *reg. olfactoria* занимала только среднюю часть верхней раковины и противоположный участок на перегородке носа. В одном случае обонятельная область продвинулась несколько вперед за передний конец верхней раковины, но в обоих случаях не достигла нижнего края раковины. В общем обонятельное поле занимало площадь около 500 кв. мм. Reed (120) доказывает, что *reg. olfactoria* занимает у человека большую площадь, чем полагал Brunn (цит. по Zwargemaaker'у (145)).

Нос, как орган дыхания и предварительной обработки вдыхаемого воздуха.

Рыбий нос (ямка, борозда, канал), как мы видели, является преимущественно обонятельным органом. Дыхательный про-

цесс у рыб обычно совершается в жабрах, независимо от носа. Однако, у некоторых видов рыб нос, повидимому, имеет отношение к акту дыхания в воде. У близко стоящих к рыбам круглоротых т. н. гипофизарная трубка служит для проведения воды к обонятельному органу и к жабрам. То же у *Holocephali*—очень древнего (известен с девонского времени) и примитивного отряда хрящевых рыб. Дюрн (цит. по Шимкевичу) давно уже высказал мнение, что нос развился из пары предротовых жаберных щелей. „В пользу этого взгляда приводят факт существования у зародышей некоторых рыб (*Salmonidae*—лососевые и др.) пары слепых выступов энтодермической части кишечника, направляющихся к обонятельным ямкам и напоминающим зачаток пары жаберных мешков, но не прорывающихся наружу, как эти последние. У амфибий сообщение между обонятельными ямками и ротовой полостью действительно происходит путем прорыва дна ямок, и притом именно в более глубоко лежащую, выстланную энтодермой часть ротовой полости, что напоминает отчасти прорывание энтодермических жаберных мешков наружу“ (Шимкевич). Шимкевич считает, что оба эти явления скорее вторичного характера, потому что „выступы кишечника наблюдается не у низших рыб, как бы следовало ожидать, а у высших, да и самое сообщение обонятельного органа с ротовой полостью характерно не для низших позвоночных, а для высших“ (151). Это недоразумение рассеивается, если изменить существующую точку зрения на положение амфибий и рыб в системе позвоночных.

Прорыв обонятельной ямки в рот представляет собой далеко не редкое явление среди разных видов позвоночных, дышащих жабрами. Действительно, чем ниже мы опускаемся в общепринятой системе рыб, тем чаще встречаемся с этим явлением. Древние кистеперые (*Holoosteidae* *crosspterygii*) о которых думают, что они являются исходным пунктом для развития современных кистеперых, двоякодышащих рыб и наземных четвероногих, — имели хоаны. Полагают, кроме того, что у кистеперых в древности наряду с жабрами были легкие, и что они могли дышать атмосферным воздухом, когда реки или болота, в которых они жили, временно высыхали. Таким образом, прорыв обонятельной ямки в рот характерен не только для существующих более низко развитых, но и для более древних и в большинстве вымерших видов рыб, — предков телеостеиных высокоорганизованных костистых рыб (*Teleostei*). При переходе к наземной жизни именно из этих более низко развитых видов естественным образом должны были быть отобраны виды, приспособившие нос для дыхания воздухом. Неправильно, когда прорыв обонятельной ямки

в рот рассматривается, как приспособление, возникшее исключительно в связи с переходом к дыханию атмосферным воздухом. На самом деле случилось так, что животные, приспособляясь к наземной жизни, использовали давно уже существовавшее у них в условиях водной жизни сообщение носа со ртом. Условия дыхания в воде подготовили почву для дыхания воздухом.

Эксплоатация воздуха, как источника кислорода, начинается очень рано уже в водном периоде развития позвоночных. При этом у более древних, следовательно, низших видов рыб, дыхание воздухом имеет большее значение и распространение, нежели у высших. Чем выше мы поднимаемся по лестнице развития у рыб, тем совершеннее строение жабр и тем меньшую роль играет у них дыхание воздухом. Способы дыхания воздухом у рыб чрезвычайно разнообразны. Довольно распространено у них кожное дыхание. У многих видов рыб газообмен с кровью может совершаться в слизистой кишечного тракта. При этом источником может служить здесь либо воздух, либо вода, заглатываемые животным. Некоторые виды *Teleostei* заглатывают воздух, который выходит затем через анальное отверстие. Кишечное дыхание воздухом встречается у вьюна (*Misgurnus fossilis*) и т. п. панцирных сомов, живущих в пресной воде. Опыты над разными видами семейств вьюновых (*Cobitidae*), посаженными в воду, лишенную кислорода, но имевшими возможность заглатывать чистый кислород, — показали, что кишечное дыхание у них играет роль только у одного вида — упомянутого *Misgurnus fossilis*, у остальных газообмен в кишечном тракте не имеет существенного значения. Шимкевич (151) высказывает предположение, что: «первоначально весь кишечник мог играть роль дыхательного аппарата, как он служит для воздушного дыхания у некоторых рыб и теперь. Потом дыхательная функция сосредоточилась в передней части кишечника, где вновь притекающая вода богаче кислородом, а для увеличения поверхности этой части могли возникнуть кольцевые или даже боковые складки кишечника. Затем произошло прирастание этих складок к покровам и образование пор в месте срастания. Удаление воды через поры важно было потому, что оно избавляло кишечник от постоянного промывания водой и разжижения пищи и слизистых соков». Не только дыхание водой, но и дыхание воздухом в филогенезе сосредоточилось в переднем отделе кишечника. У многих рыб в жаберном аппарате имеются приспособления также для воздушного дыхания. Это дает им возможность жить временно вне воды (в илу, передвигаться по суше из одного водоема в другой). У этих рыб в жаберном аппарате обычно имеются

полости, в которых задерживается вода, служащая, повидимому, для смачивания дыхательной поверхности при дыхании кислородом воздуха. У т.-н. лабиринтовых рыб (напр., *Anabas scandens*) на первой жаберной дуге расположен лабиринтовый орган, в слизистой оболочке которого может совершаться окисление венозной крови кислородом воздуха. Это позволяет им вылезать на сушу из бедной кислородом воды тропических морей и некоторое время дышать воздухом. Рыба *Anabas scandens* в Ост-Индии и на Малайском архипелаге передвигается на суше при помощи шипов, которые имеются у ней на жаберных крышках и на плавниках. Точно также используется разными способами жаберная полость для дыхания воздухом у некоторых родов сомовых (*Siluridae*) и во многих семействах отряда кефалеобразных (*Mugiliformes*) (к этому отряду, между прочим, относятся также упомянутые лабиринтовые).

Уже у некоторых видов рыб наблюдается дифференцировка процесса дыхания в разных средах: дыхание водой сосредоточивается в жабрах, а дыхание воздухом — в легких или плавательном пузыре.

Если нос, как орган обоняния, целесообразно было рассматривать в тесной связи с эволюцией *Rhinecephalon*, то нос, как орган дыхания, необходимо филогенетически, в первую очередь, связать с развитием легких. У рыб homologом легких считается плавательный пузырь, выполняющий, главным образом, гидростатическую функцию. Большинство авторов считает, что легкие и плавательный пузырь представляют собой видоизменение задней пары жаберных щелей. В настоящее время плавательный пузырь или легкие встречаются у всех *Osteichthyes*; только у немногих видов костистых (*Teleostei*) орган этот редуцировался. Лишены плавательного пузыря круглоротые хрящевые рыбы, несмотря на то, что они превосходные пловцы. Эмбриологически плавательный пузырь закладывается в связи с кишечником, с которым может более или менее широко связываться и во взрослом состоянии.

Интересно, что дыхательная функция плавательного пузыря появляется не у „высших“, а у более древних и примитивных рыб. Напомним, что с подобным же фактом мы встретились при анализе эволюции сообщения обонятельной ямки со ртом.

У *Teleostei* (костистые — ветвь *Actinopterygii*), являющиеся наиболее молодой и богатой видами формой современных рыб, плавательный пузырь имеет значение исключительно гидростатического органа, хотя и тут имеются исключения: у американской *Erythrina* (сем. харациновых, отряд карпообразных), мы видим случай, когда плавательный пузырь у костистой рыбы в переднем отделе выполняет задачи

органа равновесия в воде, а в заднем отделе—органа дыхания кислородом воздуха. По некоторым авторам (ср. у Шимкевича), функцию дыхания плавательный пузырь выполняет еще у *Gymnarchus* (сем. *Mormyridae*, отр. сельдеобразных) и у *Arapaima* (сем. *Osteoglossidae*, отр. сельдеобразных). В других более древних ветвях *Actinopterygii* (у *Amia* *Lepidostei*) мы встречаемся уже с дыхательной функцией в плавательном пузыре. У *Amioidei*, возникших в пермскую эпоху, занимавших господствующее положение в юрскую эпоху, плавательный пузырь разделен перегородками, в которых имеются легочные артерии. *Lepidosteidae*, известные с эоцена, имеют ячеистый плавательный пузырь. *Lepidosteus osseus*—«ганоидная щука» часто подымается на поверхность воды, заглатывает воздух, который она выпускает через жаберные щели, повидимому, используя его для дыхания в плавательном пузыре.

Как установлено палеонтологическими исследованиями, плавательный пузырь имели уже *Coelacanthini* из *Crossopterygii*, которые жили с каменноугольного времени до мелового. У *Dipnoi* мы встречаемся уже с настоящими легкими, по строению и кровообращению чрезвычайно сходными с легкими наземных. У *Crossopterygii* можно отметить также целый ряд переходных форм от плавательного пузыря к легким. В общем воздушное дыхание в жабрах, кишечном тракте, плавательном пузыре или легких у рыб имело чисто вспомогательное значение и всегда было связано с низким развитием жаберного аппарата и особыми условиями жизни, требовавшими воздушного дыхания. С переходом на сушу дыхание воздухом приобретает исключительную важность. Среди наземных позвоночных в борьбе за существование взяли верх те виды, которые наилучшим образом сумели удовлетворить свою потребность в кислороде воздуха. Успех в основном зависел: во 1-х, от величины поверхности окисления венозной крови, во 2-х, от степени обработки вдыхаемого воздуха до поступления в легкие. Наилучшим образом задача воздушного наземного дыхания была разрешена в наследованных от рыбьих предков легких. Дыхательная поверхность всех альвеол, например, у человека, достигает от 80—130 кв. метров (БМЭ, легкие) при общем количестве альвеол 1700—1800 миллионов в обоих легких, между тем, как поверхность кожи взрослого человека равняется приблизительно 1,6 кв. м. Количество альвеол, общая их поверхность (следов., количество поглощаемого кислорода) находится в соответствии с размерами тела животного и затрачиваемой им энергии. «В легких располагается, так называемый, малый круг кровообращения; сюда в определенный промежуток времени выбрасывается правым серд-

чем такое же количество крови, какое выбрасывается левым сердцем ко всем тканям и органам данного организма. Отсюда прямо следует, что размер поверхности пузырьков легких должен быть в полном соотношении с размером и деятельностью всего организма, иначе экономические условия организма должны нарушиться, и жизненная деятельность его станет невозможной. Вместе с этим расположение в этом органе малого круга кровообращения выясняет все значение, которое имеет этот орган в теле животных» (Лесгафт, 94). Преимущество легких, как органа дыхания, увеличивается еще их глубоким защищенным положением в грудной клетке. Это предохраняет этот важный орган от разных инсультов и дает возможность предварительной, на пути из носа в легкие, подвергнуть определенной обработке вдыхаемый воздух.

Существование легких в филогенезе не связано обязательно с наличием носа, как органа дыхания. Рыбы при воздушно-легочном дыхании в большинстве случаев заглатывают воздух, т. е. проводят его в легкие через рот. Но уже у рыб там, где соотношение носа со ртом совпадало с существованием легких (напр. *Dipnoi*), естественно было вовлечение носа в процесс дыхания. Правда, при существовании первичных хоан, путь вдыхаемого воздуха идет через ротовую полость даже в том случае, когда животное дышит носом. У наземных животных, начиная от амфибий, мы видим в процессе развития упорную тенденцию к ограничению полости рта от носа. Исходящие от боковых стенок первичного рта небные складки у земноводных получают дальнейшее развитие у рептилий и птиц, образовав у млекопитающих вторичное небо. Выход из носа при этом отодвигается все более назад, ближе к глотке и гортани. Проведение воздуха в легкие через нос, минуя рот, представляло большое преимущество, т. к. с одной стороны освобождало такой важный орган, как рот, от большой нагрузки и способствовало развитию жевательного акта, с другой стороны увеличивало интенсивность и качество воздушного питания.

Нос амфибий, птиц и млекопитающих подробнее будет рассмотрен в соответствующих главах. Здесь мы отметим только интересный факт дыхания амфибий в две фазы. Иордан так описывает дыхательный процесс у лягушки: „лягушки, как известно, не имеют ребр, и таким образом их легкие не лежат в закрытой полости, объем которой мог бы изменяться и производить насасывающее действие, как это имеет место у высших позвоночных. Дыхание у лягушки основано на том, что изо рта воздух прогоняется в легкое с помощью своего рода глотательного

движения. Однако, и здесь мы находим приспособления, как у человека, которые защищают легочную стенку от непосредственного соприкосновения с атмосферным воздухом. Доступ атмосферы ко рту (отверстие рта или ноздри), как и доступ изо рта к легкому (гортань), никогда не могут открываться одновременно. Открывание рта или ноздри имеет своим последствием закрывание гортани, открывание гортани—рефлекторное закрывание рта. При этом нижняя челюсть производит при помощи межчелюстной кости давление на носовые кости и этим обуславливает замыкание ноздрей. Благодаря этому, дыхание лягушки распадается на две фазы: 1) возобновление воздуха во рту и 2) смещение воздуха рта с легочным воздухом и глотание его.

1) Ноздри открыты, гортань двигается вверх и вниз. Этим всасывается в рот воздух и опять выпускается, так что воздух рта становится приблизительно одинаковым с атмосферным воздухом.

2) От времени до времени ноздри закрываются, бока впадают и потом опять раздуваются. В это время происходит следующее: при закрытии ноздрей открывается голосовая щель, при впадении боков вдавливаются в рот легочный воздух (выпираание глаз, барабанных перепонки и гортани) и смешивается с воздухом рта. После этого часть этой смеси приподнятием гортани с помощью соответствующей мускулатуры, главным образом, мускулатуры дна рта, вдавливаются в легкое (снова раздувание боков).

Дыхание в две фазы у амфибий имеет важное значение для предварительной обработки вводимого в легкие воздуха. Во время первой фазы воздух в носу и во рту очищается от примесей, увлажняется и нагревается. Чем выше мы поднимаемся по лестнице развития в животном мире, тем совершеннее становится предварительная обработка вдыхаемого воздуха. Начиная от рептилий, мы видим упорную тенденцию к ограничению носа от полости рта. Из рептилий вторичное небо вполне развивается только у крокодила; у птиц небо носит еще примитивный характер, но у млекопитающих наличие вторичного неба представляет собой стойкое явление. Образование вторичного неба привело к разграничению рта и носа, при чем область носа расширилась за счет рта. Связанное с этим удлинение воздушного пути, наряду с развитием раковин и появлением системы придаточных полостей носа имело большое значение для обеспыливания и согревания вдыхаемого воздуха. С другой стороны разгрузка рта от функции дыхания привело к улучшению предварительной обработки твердой и жидкой пищи во рту. В частности, акт сосания у детенышей млекопитающих

стал возможным, только благодаря разграничению функций дыхания и питания (нарушение дыхания через нос у грудных детей мешает сосанию).

В общем, образование вторичного неба дало его владельцам преимущества, определившие в значительной степени успехи млекопитающих в борьбе за существование.

Эмбриональное и постэмбриональное развитие носа у человека.

Основные этапы онтогенетического развития носа у человека следующие:

1. Развитие первичного (примитивного) носа (плакода, обонятельная ямка, обонятельный мешок, первичные хоаны).

2. Развитие вторичного неба (образование вторичного носа и вторичного рта).

3. Развитие вторичного носа.

Рассмотрим подробнее каждый из перечисленных этапов.

Первый этап. Образование примитивной носовой полости.

В начале третьей недели у зародыша выше рта, по бокам верхнего отдела будущего лица, закладываются обонятельные поля в виде утолщения эктодермы. К концу третьей недели обонятельные поля начинают „погружаться“, образуя сначала обонятельную ямку, потом обонятельный мешок. Процесс этот заключается в следующем: к концу третьей недели у зародыша начинается формирование лицевых отростков, вследствие этого обонятельное поле оказывается в углублении (ямке), ограниченном: снаружи—латерально-носовым отростком, кнутри—медиально-носовым отростком, снизу—верхне-челюстным отростком. Формирование лицевых отростков сопровождается образованием между ними борозд. Между верхне-челюстным и латерально-носовым отростком проходит слезно-носовая борозда. Бороздка между верхне-челюстным отростком и медиально-носовым перегибается вентрально на свод полости рта, образуя здесь т.н. примитивную небную борозду. По мере роста лицевых отростков борозды срастаются (нарушение процесса срастания борозд между лицевыми отростками приводит к образованию щелей, которые, как дефекты развития, нередко наблюдаются в послезародышевом периоде).

Таким образом, обонятельная ямка (мешок) образуется в результате формирования лицевых отростков и срастания имеющихся между ними борозд; активного же „погружения“ эпителия на самом деле не бывает. Так как срастание борозд происходит постепенно по мере того, как

формируются лицевые отростки, нормально у эмбриона в этих местах не бывает щелей. Срастание борозд происходит таким образом, что сначала место соединения выполняется эпителиальной тканью, которая только впоследствии замещается соединительной тканью. Только на том месте, где произойдет прорыв обонятельного мешка в рот, эпителиальная ткань не замещается соединительной и образует тонкую мембрану *bucco-nasalis*. Образование этого прорыва относится к сороковому дню развития зародыша. Уже на первом этапе начинается развитие носовых ходов и раковин. Сначала на гладких стенках обонятельной ямки образуются бороздки, которые в будущем превратятся в носовые ходы. Складки (гребешки) между бороздами послужат для образования раковин. (Опыты по механике развития обонятельных полей и первичного неба см. ниже).

Второй этап. Развитие вторичного неба.

После прорыва обонятельного мешка в рот, нос принимает форму двойного канала, наружные отверстия которого обозначаются, как ноздри (*Narinae*), внутренние — как первичные хоаны. Свод полости рта от края альвеолярного отростка до первичных хоан называется примитивным небом. Уже на 5й неделе развития зародыша на своде ротовой полости появляются складки (небные отростки), которые идут от переднего края первичных хоан с боку через всю полость рта и глотки до гортани. Эти складки с развитием все увеличиваются и на 8й неделе представляют собой уже мощные выступы. Как это хорошо видно на проходящих через первичные хоаны фронтальных срезах, в этом периоде язык расположен между небными отростками, под первичными хоанами. Но уже к концу 8й недели язык локализуется под небными отростками, которые за этот короткий промежуток времени делают поворот таким образом, что свободные края их, раньше обращенные книзу, теперь смотрят медиально и располагаются выше языка. Как замечает К. Peter, „поворот небных отростков представляет один из тех процессов, которые наиболее оживленно дискутируются в эмбриологии головы“.

Щель между небными отростками, так-называемая эмбриональная небная щель, делится на два отдела: передний и задний. На границе их, на свободных краях небных отростков, имеются выступы — закладка будущего *uvula*. В переднем отделе, соответствующем будущему твердому и мягкому небу, щель узкая (следовательно, небные отростки широкие), в заднем отделе щель значительно расширяется и небные отростки имеют вид небольших складок. Срастание небных отростков происхо-

дит по свободному краю постепенно в направлении спереди назад. При этом на сближившихся участках сначала происходит слияние эпителия и только впоследствии эпителий замещается соединительной тканью. Образование вторичного неба заканчивается к началу 4 месяца эмбриональной жизни.

У человека эмбриональная небная щель срастается на всем протяжении переднего отдела, включая *uvula*. Задержка в срастании щели ведет к образованию волчьей пасти, *uvula bifida*.

У большинства млекопитающих (см. грызуны) от переднего отдела эмбриональной небной щели сохраняется постэмбрионально *ductus nasopalatinus*, в который открывается Якобсонов орган.

Из рептилий твердое и мягкое небо (без язычка) образуется только у крокодила. У остальных рептилий, у птиц (см. гл. VI) и амфибий (см. гл. V) небо сохраняет примитивный характер.

Кроме человека язычок всегда имеется у некоторых обезьян, у верблюда и жирафа.

Третий этап. Развитие вторичного носа.

С образованием вторичного неба пол. носа получает новое дно. Так как вторичное небо расположено ниже примитивного (след., ниже первичных хоан), объем вторичного носа увеличивается за счет верхнего этажа первичного рта. Если во вторичной носовой полости провести линию от рудиментарного носонезного канала к нижнему переднему углу тела основной кости, то отдел, лежащий книзу от нее, принадлежит первичному рту, кверху—первичному носу. Обе эти области с последующим развитием несколько накладываются одна на другую, поэтому носовые раковины, относящиеся, главным образом, к первичной носовой полости, отчасти переходят за упомянутую линию книзу (Peter). Срастание между небными отростками одновременно сопровождается срастанием их с перегородкой носа. В результате носовая полость делится на две половины, из которых каждая сообщается сзади с глоткой отверстием, т.е. вторичными хоанами.

Как мы уже сказали, развитие раковин и носовых ходов начинается уже на первом этапе в виде выступов и борозд, но окончательное их формирование относится ко второму и третьему этапам развития носа у зародыша. В процессе развития раковины не вырастают на стенке носовой полости, как ветки на дереве. В действительности, наблюдается врезание носовых ходов в стенку полости и в результате этого образование раковины (Peter, Schönerhan). Таким образом, раковины являются остатками первоначальной стенки, устоявшими в процессе формиро-

ния в последней носовых ходов. В процессе развития, поэтому, носовые полости не уменьшаются за счет развившихся раковин, но, наоборот, увеличиваются, благодаря образованию в стенке борозд, ходов, придаточных полостей. Представляя собой в начале выступы с широким основанием, раковины с развитием становятся более тонкими, ветвистыми и извитыми, при чем морфология их определяется формой носовых ходов. Peter считает, что в процессе формирования носовых ходов активным является эпителий, покрывающий стенки носовой полости. Врезаясь в подлежащую соединительную ткань, эпителий образует борозды, ходы, полости. «Разрастанием соединительной ткани раковины моделируются, но первоначально активным является эпителий», — говорит Peter. Вопрос об активности эпителия (следовательно, пассивности мезенхимы) в процессе развития нуждается в дальнейшем изучении.

Интересно, как в процессе развития носовых раковин меняется их отношение к стенкам полости. В первичной носовой полости выступ, из которого впоследствии разовьется у человека нижняя раковина, располагается на латеральной стенке (выступ этот появляется у эмбриона уже к концу первого месяца). Приблизительно в первой половине второго месяца эмбриональной жизни на латеральной же стенке появляется выступ — закладка слабо развитой у человека *Naso-turbinale* (рудимент — *Agger nasi*). Обонятельные раковины в первичном носе располагаются на перегородке носа. Постепенно в процессе развития обонятельные раковины перемещаются на латеральные стенки. У восьминедельного зародыша *Ethmoido turb. II* находится на верхней стенке на пути к переходу с септальной на латеральную стенку, после того, как *Ethmoido-turb. I* уже совершила это перемещение. Перемещение закладок обонятельных раковин, связанное, повидимому, с какими-то поворотами и сдвигами в стенках полости, — недостаточно изучено.

У эмбриона человека закладываются три обонятельных раковины, из которых дальнейшее развитие получают только две. По мнению К. Peter'a, более поздняя закладка у человеческого зародыша обонятельных раковин, как и меньшее число их, чем у т. н. макросматических млекопитающих, является отражением редукции обонятельного аппарата у человека. В общем боковая стенка у эмбриона человека сильнее расчленена, чем у взрослого. В частности верхняя раковина встречается у зародышей чаще, чем у взрослых.

Образование придаточных полостей носа начинается на 3-м этапе эмбрионального развития носа; формирование

их не заканчивается к рождению и продолжается в постэмбриональном периоде.

Закладка Гайморовой полости в виде небольшой бухты среднего хода появляется в конце второго м-ца. Постепенно бухта эта превращается в несколько сдавленную по бокам полость, выход из которой располагается на внутренней ее стенке сверху спереди. Впоследствии происходит дальнейшее расширение Гайморовой полости книзу, вперед и латерально. Образование лобной пазухи представляется в следующем виде: от среднего носового хода кверху образуется у эмбриона бухта, которая к 4-му месяцу эмбриональной жизни принимает форму слепого мешка (*recessus frontalis*); в стенках последнего развиваются т.-н. лобные клетки, из которых одна или несколько в будущем (после рождения) послужат для образования лобной пазухи. Но лобная пазуха может развиться также из решетчатых или инфундибулярных клеток (Peter). У эмбриона нельзя различить, какая именно клетка является закладкой лобной пазухи. Основная пазуха происходит из заднего верхнего угла носовой полости. Закладка основной пазухи на 3-м м-це эмбриональной жизни начинается в виде слепого мешка, вдающегося в тело основной кости.

У эмбрионов носовая перегородка стоит прямо. В 1-м м-це на слизистой перегородке носа снизу сзади появляются горизонтальные складки, число и величина которых очень изменчивы. С развитием они постепенно исчезают в эмбриональном периоде или в первые годы жизни.

В состав носовой перегородки входит Якобсонов орган, который у большинства позвоночных сохраняется во взрослом состоянии, у человека же встречается только в эмбриональном периоде. Я. о. закладывается очень рано (приблизительно в начале пятой недели) в виде сагитальной борозды по нижнему краю перегородки. Я. о. занимает сравнительно значительное место у молодых эмбрионов, но потом отстает в развитии от остальных элементов носа. Все-таки в зародышевом периоде еще не заметны признаки дегенерации Я. о. Richter (122) у исследованных им 11 зародышей от 2-х до 8-ми месяцев всегда находил Я. о.; у 9-месячного эмбриона Я. о. не обнаружен; в 27 препаратах носа детей до 5-ти-летнего возраста Я. о. отмечен 9 раз. Автор этот считает, что время дегенерации Я. о. относится к промежутку от конца утробной до первых лет внеутробной жизни.

Покровный эпителий носовой полости в начале первого этапа эмбрионального развития не дифференцирован и состоит из высоких призматических клеток с ядрами,

расположенными в несколько рядов. Эпителиальный слой на обонятельном поле в 4—5 раз толще окружающего его эктодермального эпителия, причем наибольшее утолщение наблюдается в центре обонятельного поля, к периферии же эпителиальный слой постепенно утончается. С образованием обонятельной ямки и мешка высокий покровный эпителий сохраняется только в области будущей верхней раковины и Я. о. Из этого высокого эпителия образуется обонятельный эпителий, в котором рано намечается дифференциация опорных и чувствительных клеток. По Boguszevska-Janicka (7) обонятельный эпителий в 5-м эмбриональном м-це ясно дифференцирован и занимает большую область, чем в 8-м эмбриональном м-це. Исходящие от чувствительных обонятельных клеток нервные волокна растут по направлению к мозгу и на 5-й неделе вступают уже в *Bulbus olfactorius* (Peter). Относительно эпителия *regio respiratoria* Chariton (140) считает, что все виды эпителия здесь образуются из одной общей формы, „раннего эмбрионального респираторного эпителия“, из которого в последующие эмбриональные периоды получается многорядный мерцательный, переходный и плоский эпителий. Эпителий переднего отдела преддверия происходит от наружной кожи. Во 2-м м-це эмбриональной жизни вход в нос закупоривается разросшимся эпителием.

Подэпителиальная ткань до 5-го м-ца представляет собой мезенхиму зародышевого характера. Фибриллярное строение слизистой намечается только на 6-м м-це (Della Vedova, цит. по Peter'y). По Ghigi (46) во 2-м м-це внутриутробной жизни соединительная ткань слизистой носа состоит из большого количества мезенхимальных клеток; в 3-м м-це в ней ясно видны волокна, при рождении соединительная ткань состоит из коллагенных клеток, собранных в пучки. Сосуды появляются в слизистой на 3-м м-це. Закладку носовых желез Peter обнаруживал на 10-й неделе, более заметным становится их образование в 3-м и 4-м м-це. Образование хряща, в первую очередь на перегородке, начинается на 5-й неделе и заканчивается в носу в начале 4-го м-ца. Большая часть хрящевого скелета впоследствии исчезает вследствие окостенения и атрофии.

К моменту рождения все элементы носа в основном уже сформированы. Характерно для носа новорожденного человека: слабое развитие (области *sin. maxillaris* и *sin. frontalis*, круглые хоаны, тесные ходы. В первые годы жизни в носу продолжают процессы роста и формирования. Высота носовой полости к 7-и годам удваивается, у взрослого утраивается по сравнению с новорожденным (Gundobin (56), Disse (61). Рост носовой полости находится в зависимости от общего развития черепа и зубов. В период раз-

вития зубных зачатков в альвеолярном отростке рост носовой полости приостанавливается; после прорезывания зубов носовая полость начинает быстрее увеличиваться в объеме. Disse считает, что во время развития зубных зачатков напряжение в альвеолярном отростке мешает росту кости верхней челюсти. Поэтому челюсть слабее растет от 7-го м-ца до 2-х лет (период развития молочных зубов), от 7-ми до 14 лет (период развития постоянных зубов). После прорезывания наступает период усиленного роста.

Придаточные полости носа до 6—7 лет растут медленно. С этого времени развитие их ускоряется, в общем к 12—14 годам они принимают свою конечную форму, хотя не исключена возможность роста их в более позднем возрасте. Развитие лобной пазухи идет в первые 6 лет чрезвычайно медленно, с 7-ми лет рост ускоряется и к 12—14 годам лобная пазуха почти полностью сформирована. Расширение лобной пазухи кверху происходит и в более позднем возрасте—до 25 лет. Гайморова пазуха до 7-ми лет постепенно развивается в полость округлой формы, дно которой к концу второго года находится приблизительно на уровне места прикрепления нижней раковины; к 7-ми годам дно опускается до середины нижнего носового хода и только к 12-ти—14 годам дно Гайморовой и носовой полости находятся приблизительно на одном уровне. По Свержевскому (127), Гайморова полость в 42,8% опускается ниже носового хода, в 39,3% стоит на одном с ним уровне, в 17,9% выше последнего.

* *

Сравнение фило-и онтогенетического развития носа вводит нас в круг ряда интересных с биологической точки зрения вопросов, связанных с биологическим законом Мюллера и Геккеля. По выражению К. Peter'a, нос представляет „прекрасный пример эмбриологического основного закона о повторении филогении в онтогении“. Геккель так формулировал этот закон: „онтогения есть повторение филогении, или несколько подробнее: ряд форм, которые проходит индивидуальный организм во время своего развития от яйцеклетки до развитого состояния есть короткое, сжатое повторение длинного ряда форм, который прошли животные предки того же организма или анцестральные формы его вида с древнейших времен т. н. органического творения до настоящего времени“ (цит. по Северцову (128)). Закон Мюллера-Геккеля сыграл большую роль в развитии биологии. Большое количество работ посвящено его проверке и критике. У нас много занимался этим вопросом Северцов. Он считает, что

„вопрос о соотношениях между онтогенезом и филогенезом независимо от важного значения закона Мюллера-Геккеля для восстановления форм предков, представляет собой для морфолога обширное и самостоятельное поле исследования“.

Надо думать, что изучение онтогенетического развития носа топографическим методом может дать интересный материал не только для подтверждения закона Мюллера, но также для дополнения его и критики.

Г л а в а III

НОРМАЛЬНАЯ ГИСТОЛОГИЯ СЛИЗИСТОЙ НОСА И ПРИДАТОЧНЫХ ПОЛОСТЕЙ У ЧЕЛОВЕКА.

Чтобы ближе познакомиться с разными элементами, входящими в состав слизистой носа у человека, рассмотрим ее отдельно в каждой из 3-х областей носа.

Область преддверия.

Эпителиальный покров состоит здесь из многослойного плоского эпителия (МСПЭ), который, сохраняя вначале свойства эпидермиса, постепенно переходит в многорядный мерцательный цилиндрический эпителий (МрМЦЭ) респираторной области. Исходя из формы эпителия (э.), *regio vestibularis* обыкновенно делят на 3 зоны:

1 зона покрыта мало измененной наружной кожей с типичными кожными железами: сальными и потовыми. Первые — крупнее, связаны обычно с *vibrissae*, хотя Schieffer-decker (152) находил в слизистой перегородки носа маленькие сальные железы, не имевшие, повидимому, отношения к волосам. Высокие сосочки и эластические элементы в соединительной ткани *lamina propria* (l. p.) в этой зоне еще больше подчеркивают сходство с кожей.

II зона. Волосы и кожные железы исчезают. Э. типичный многослойный плоский с ороговением поверхностных клеток. В эпителиальном покрове клетки постепенно уплощаются от глубины к поверхности. Самый глубокий слой эпителия называется цилиндрическим (зародышевым, герминативным). Ядра в глубоких слоях э. имеют удлиненную по оси клетки форму; в средних — круглую, а в поверхностных слоях ядра как-бы сплюснуты соответственно уплощению клеток. В l. p. отмечается густая соединительно-тканная сеть с эластическими волокнами и слабо развитыми сосочками. Замечается, что в тех местах, где МСПЭ имеет большое количество слоев, сосочки соединительной ткани выше; с уменьшением числа слоев сосочки понижаются и, наконец, исчезают. Считается, что сосочки эти облегчают кровоснабжение эпителиального покрова, в норме лишенного кровеносных сосудов. Необходимо отметить, что сосочки, о которых идет речь, не обуславливают возвышений на поверхности слизистой, и поэтому их

надо отличать от сосочков, например, на языке. По Schiefferdecker'у в этой зоне уже встречаются выводные протоки, принадлежащие носовым железам, расположенным в следующей зоне.

III зона. В этой зоне совершается переход от МСПЭ к МрМЦЭ, и по существу только эта зона является переходной. По Schiefferdecker'у процесс перехода происходит следующим образом: поверхностные клетки МСПЭ становятся сначала более округлыми, потом коническими, вершиной книзу, затем — цилиндрическими низкими, постепенно повышающимися в направлении к задней границе зоны. Таким образом, постепенно на место МСПЭ становится многослойный цилиндрический, который дальше перейдет в МрМЦЭ, характерный для всей респираторной области носа. Рядом с цилиндрическим появляются бокальчатые клетки. Schultschke (158) отмечает, что на месте перехода МСПЭ в цилиндрический, более поверхностные клетки МСПЭ на определенном расстоянии надвигаются на многослойный цилиндрический. Chariton (140) находит, что у зародышей и поворожденных в общем переход от одного вида э. к другому тоже постепенный с помощью промежуточной зоны, однако, во многих местах у них МСПЭ и МрМЦЭ располагаются рядом. В III зоне в I. р. нет соединительнотканых сосочков. Сеть эластических волокон, лучше всего развитая в подэпителиальном слое, становится в глубоких отделах I. р. более редкой, сгущаясь вокруг желез. В общем в этой зоне соединительной ткани в слизистой меньше, граница между соединительной тканью и перихондром не четкая (Schiefferdecker).

Так как в третьей зоне впервые появляются характерные для слизистой носа смешанные железы — *glandulae nasales* — опишем их здесь подробнее. По своему строению *gl. nasal.* являются грубчато-альвеолярными одиночными железами. Выводной проток железы прямо, или разветвляясь, переходит в концевой отдел, состоящий из ряда извитых канальцев с боковыми в виде полушарий выпячиваниями — альвеолами. Устье выводных протоков выстлано двурядным цилиндрическим эпителием, который по направлению к концевому отделу переходит в однорядный цилиндрический. Последний, все более и более понижаясь, продолжается вплоть до секретирующего эпителия железы.

В зависимости от того, имеем ли мы перед собой серозную, слизистую или смешанную железу, гистологическая картина ее меняется.

В серозных железах просвет альвеолы, в который секретирующий эпителий выделяет секрет, очень тесный; протоплазма железистых клеток зернистая (зерна не красятся красками для слизи); ядра их круглые, не прижаты

к основанию клетки; границы между клетками не резкие, от просвета альвеолы отходят каналы (интерцеллюлярные секреторные капилляры), располагающиеся между клетками; в истощенном состоянии железы зернистость отсутствует.

В слизистых железах в мыш. *propria* альвеол имеются т.-н. корзинчатые клетки, которые, анастомозируя между собой, образуют вокруг секретирующих клеток в альвеоле корзинообразную оболочку. В концевых отделах слизистых желез просвет в альвеолах значительно шире, интерцеллюлярных секреторных капилляров нет, ядра в клетках располагаются пристеночно и уплощены; граница между секретирующими клетками отчетлива, протоплазма дает слизистую реакцию и в фиксированном виде имеет ячеистую структуру. Слизистые клетки в состоянии истощения отличаются от серозных истощенных клеток только отсутствием интерцеллюлярных секреторных капилляров.

В смешанных (серознослизистых) железах концевые отделы отличаются тем, что в одной и той же альвеоле рядом со слизистыми встречаются серозные железистые клетки, располагающиеся по краю в виде полулуния (истинные полулуния *Gianuzzi*, в отличие от „полулуний истощения“ и „полулуний развития“ (*Schaffer*), имеющих другое происхождение). Бывает и так, что в одной и той же железе одна часть имеет чисто слизистые концевые отделы, другая — чисто серозные. В такой железе смешение серозного и слизистого секрета происходит не в альвеоле, но в общих выводных протоках. Для дыхательного тракта человека характерны именно смешанные серозно-слизистые железы, хотя *Kallius* (79) находил в носу также чисто серозные железы. Вопрос о характере носовых желез разрешался очень долго. *Kölliker* (82) определял их, как слизистые. *Paulsen* (109) и *Schiefferdecker* (152) придерживались такого же взгляда, в то время, как *Heidenhain* (43) считал носовые железы серозными. *Stöhr* (156), *Schmincke* (155) установили смешанный характер носовых желез у человека. *Fuchs-Wolfing* доказал, что в железах дыхательного тракта у человека отмечаются интерцеллюлярные секреторные капилляры, которые в стадии функционального истощения железы являются основным признаком для отличия серозных от слизистых клеток; у пилокарпинизированных животных различие между серозными и слизистыми клетками становится более отчетливым, вследствие расширения просвета.

Alverdes (1) находил в слизистой преддверии носа у человека апокринные железы, которые он по *Schiefferdecker* обозначает, как *glandulae vestibulares nasi*. Железы эти расположены в виде пояса на границе вибрис и переходной зоны

и обнаруживаются одинаково у новорожденных и стариков. Выводные протоки апокринных желез открываются воронкообразным расширением в волосяные фолликулы вибрисс, — очень редко они открываются свободно на поверхность. Железы эти сецернируют апокрин.

Респираторная область.

Характерным для этой области является: 1) МрМЦЭ с многочисленными бокальчатыми клетками, 2) мощная *membrana basilaris*, 3) многочисленные, носовые железы в *lam. propria*, 4) богатая венозная сеть, местами образующая особый вид кавернозной ткани. МрМЦЭ — основной, характерный для дыхательного тракта вид эпителия, — отличается тем, что все клетки в нем располагаются на общем основании, но не все клетки достигают свободной поверхности эпителия. Происходит это таким образом: клетки поверхностного слоя, утончаясь книзу, достигают основания; в образовавшихся между клетками этого слоя в утонченных местах промежутках располагается второй ряд клеток; этот последний, утончаясь на пути к общему основанию, в свою очередь освобождает место для третьего ряда клеток и т. д. Ядра каждого ряда располагаются на одной высоте; в общем в эпителиальном слое образуется несколько параллельных рядов ядер. В МрМЦЭ базальный ряд ядер принадлежит к самым маленьким и низким коническим и даже круглым клеткам; следующие, по направлению к поверхности, ряды ядер относятся к веретенообразным клеткам, которые еще не достигают поверхности. И только клетки верхнего ряда ядер являются мерцательными и идут от поверхности до основания. Форма ядер меняется соответственно форме клеток. Будучи круглыми в базальном ряду, они в вышележащих слоях становятся все более продолговатыми. Число рядов эпителия колеблется, достигая в среднем 5—6. Каждая мерцательная клетка на своем свободном конце имеет ряд шаровидных узелков, так-называемых блефаробластов, из которых исходят мерцательные волоски-реснички. Думают, что блефаробласты являются двигательным центром мерцательных волосков. МрМЦЭ не надо смешивать с МсЦЭ. Последний отличается от МрМЦЭ только тем, что поверхностный слой эпителия в нем не уплощен. При поверхностном осмотре можно смешать МрМЦЭ с МсЦЭ, особенно, если утонченные отростки цилиндрического эпителия становятся мало заметными и затушевываются лежащими по бокам клетками следующего ряда.

В МрМЦЭ среди клеток первого ряда встречаются в большом количестве бокальчатые слизистые клетки. Форма и величина бокальчатых клеток — довольно разнообразна.

В большинстве случаев встречаются маленькие стройные или толстые бочкообразные, как в кишечном эпителии. Последние, скопясь по несколько вместе, могут образовывать т.-н. „эндоэпителиальные железы“. Очень часто такие „эндоэпителиальные железы“ встречаются у устья выводных протоков носовых желез. „Эндоэпителиальные железы“ были впервые описаны Zarniko (143), затем их изучал ряд авторов. Некоторые из них рассматривали „э. ж.“, как патологию. Против этого высказались Hajek (39), Kallius (79), Oppikofer, Schumacher. Последний, однако, считает, что в патологическом состоянии количество бокальчатых клеток увеличивается. Считается вполне вероятным, что мерцательные клетки могут непосредственно перерождаться в бокальчатые (Hajek и др.). Излюбленным местом для локализации „э. ж.“ являются углубления слизистой, устья выводных протоков носовых желез. Встречаются такие углубления слизистой, которые сплошь выстланы бокальчатыми клетками. Ядра бокальчатых клеток лежат базально.

Цилиндрический эпителий, в отличие от МСПЭ мало сличивается, поэтому в секрете носа трудно найти цилиндрические клетки. Oppikofer находит в эпителии пустоты, образовавшиеся вследствие гибели нескольких соседних эпителиальных клеток. Эти пустоты соответствуют описанным Glas (52) интраэпителиальным вакуолям, кистам и скоплениям лейкоцитов.

Мерцание ресничек вызывает в покрывающем слизистую слое жидкости мерцательную волну, которая по Schief-ferdecker'у, Ebner'у (163) направлена в носу в сторону хоан, в придаточных полостях—в сторону сообщающихся с носом отверстий. В глотке волна, идущая из носа, прерывается в том месте, где МрМЦЭ заменяется МСПЭ. Это, повидимому, является одной из причин задержки слизи в глотке. Действительно, при осмотре зева, очень часто можно видеть на задней стенке скопление слизи, которая происходит из носа и задержалась здесь у границы мерцательного эпителия. В бронхах и трахее мерцательная волна направлена в сторону хода в гортань, где она прекращается по той же причине; что и в глотке. У зародышей наблюдается еще третья мерцательная волна в связи с тем, что у зародыша МрМЦЭ встречается также в пищеводе, по крайней мере, частично. У низших позвоночных, например, у лягушек, пищевод выстлан МрМЦЭ также у взрослых особей. Опыт на лягушках (Немилов) показывает, что, несмотря на ничтожную величину мерцательных волосков, они могут передвигать даже сравнительно крупные частицы, заметные для невооруженного глаза. Викторова (30), изучавшая работу ресничек на слизистой

пищевода у лягушек, пришла к выводу, что щелочные раст-
воры, ментол, глицерин тормозят функцию мерцательного
эпителия; 2—3% кокаин сначала возбуждает, потом нарко-
тизирует, а 1% кокаин наркотизирует мерцательный эпите-
лий без предшествовавшего возбуждения.

Ряд американских и английских авторов Proetz (118),
Negus (104), Hilding (48), в последние годы усиленно за-
нимаются изучением деятельности мерцательного эпителия
в нормальных условиях, под воздействием лекарственных
веществ, разной температуры, света, тяжести и т. д. Техника
изучения работы мерцательного эпителия значительно
ими усовершенствована. Hilding показал деятельность
мерцательного эпителия на экране. Работа ресничек от
давления усиливается. У лягушки давление до 12 гр. на
1 кв. см. усиливает, выше—уменьшает, а с 20 гр. прекра-
щает работу ресничек. У человека оптимум работы ресни-
чек относится к давлению в 5 гр. Замечательна быстрота
движения ресничек: она равняется у человека 250 циклам
в минуту. Опытами с тушью автор этот доказал, что
продвижение секрета в передней трети носа значительно
более медленное, чем в более задних отделах. Активность
мерцательного эпителия в задних $\frac{2}{3}$ носа приблизительно
в 10 раз большая, чем в переднем отделе. Направлен ток
исключительно в сторону глотки. Negus (105) на заседа-
нии Coll. ORL—amici. sacrum в Праге (1933 г.) демонстриро-
вал кинофильм, показывавший работу ресничек мерцатель-
ного эпителия и влияние лекарственных веществ на их
деятельность в трахео-бронхиальном пути в носу и синус-
сах. Между прочим, по его данным, совпадающим с дан-
ными Proetz, глицерин вызывает частичный паралич, Natr.
bicarb. 1% усиливает, Chloroform—замедляет движение ресни-
чек. В прениях Hajek отметил, что он давно является
противником ментола, который, по его мнению, вызывает
при длительном применении сухость слизистой. По Negus'у
на деятельности ресничек отражается концентрация водо-
родных ионов в секрете носа (падение концентраций до 6,4
прекращает движение ресничек). Работе ресничек припи-
сывается упомянутыми авторами исключительное значение
в физиологии и патологии носа. Цельность ресничек очень
важна в борьбе с проникающей в нос инфекцией, пылью.
Утонувшие в секрете носа микробы и пылевые частицы
движением ресничек проводятся в носоглотку и оттуда по-
падают в желудок. По Proetz'у мерцательный эпителий
обладает большой активностью и резистентностью; погиб-
ший или поврежденный мерцательный эпителий способен
регенерировать. Proetz и Hilding изучали функцию мер-
цательного эпителия, главным образом, у человека и мле-
копитающих. Лягушку они считали неподходящим об'ек-

том для этих опытов, т. к. у нее слизистая функционирует в других, чем у млекопитающих, условиях.

Для слизистой респираторной области характерно наличие под эпителиальным слоем *membrana basilaris* (m. b.) Последняя встречается только под МрМЦЭ; ее нет в области преддверия и в обонятельной области. М. б. представляет собой бесструктурную пластинку, незаметно переходящую в соединительную ткань *lam. propria*. Толщина м. б. сильно колеблется (по Schiefferdecker'у от 1,6 до 10 микр.). В гипертрофированной слизистой она толще (до 20 микр.). Повидимому, толщина м. б. меняется с возрастом: у новорожденных м. б. слабо выражена или совсем отсутствует (Suchanek (130). Kubo (85), Schiefferdecker и др. находили в м. б. тонкие каналцы. Вопрос о значении этих каналцев еще не вырешен. Schiefferdecker находил, что каналцы м. б. связаны с тканевыми щелями в *lam. propria* и считал, что состав и количество секрета, покрывающего поверхность слизистой, регулируется жидкостью, выходящей из тканевых щелей через каналцы м. б. Взгляд этот интересно сопоставить с мнением, что носовой секрет в главной массе состоит из транссудата, и только в незначительном количестве образуется бокальчатыми клетками и носовыми железами (Lautenschläger (92), Sternberg (157)).

Под м. б. лежит *lam. propria* (l.p.), которая, как сказано выше, вследствие отсутствия в слизистой дыхательного тракта *tunica muscularis*, незаметно переходит в *tun. submucosa* и перихондр (resp., периост.). *Lam. propria* в этой области сосочков не образует. В общем l.p. можно разделить на три нерезко разграниченные слоя: подэпителиальный или лимфоидный, железистый и кавернозный. Лимфоидный слой отличается сетью перекрещивающихся по всем направлениям тонких соединительнотканых волокнистых пучков. Среди волокнистой ткани расположены здесь в большем или меньшем количестве белые кровяные тельца, большей частью лимфоциты. Большее скопление лимфоцитов наблюдается обыкновенно вокруг желез и выводных протоков. По Zuckerkandl'ю (147) и Schiefferdecker'у (152) в этом слое лимфоциты могут встречаться в норме несколько диффузно, но местами и в виде лимфатических узелков. В узелке (фолликуле) часто наблюдается более светлый центр, состоящий из богатых протоплазмой эпителиоидных клеток с большим, бедным хроматином, ядром. По Flemming'у в центре фолликула происходит новообразование лимфоцитов путем митоза эпителиоидных клеток. Значение лимфатических фолликулов заключается именно в том, что они являются местом новообразования лимфоцитов. Новообразованные лимфоциты, оттесняясь к краю, образуют вокруг светлого зародышево-

го центра более темную зону. По направлению к периферии фолликула лимфоциты располагаются все более редко и, наконец, незаметно теряются в окружающей соединительной ткани, от которой фолликул никогда отчетливо не отграничивается. Ряд авторов отрицает наличие в слизистой носа фолликулов с зародышевыми центрами. В респираторной области очень часто наблюдается выходение белых кровяных шариков из лимфоидного слоя в lam. propria на поверхность эпителия.

Описанные выше gl. nasales располагаются под лимфоидным слоем, хотя одиночные носовые железы могут приближаться к m. b. или продвинуться вглубь к периосту. Однако, там, где носовые железы близко прилегают одна к другой, они занимают средний слой в l. p.

Кавернозные тела, располагаясь под железистым слоем, представляют собой систему кровеносных пазух, включенную в венозную сеть в слизистой носа. По Zuckerkandl'ю (147) в слизистой носа имеются три системы капилляров: периостальная, железистая и под-эпителиальная. Там, где имеется кавернозная ткань, кровь приводится к ней по мелким венам из капилляров трех названных систем и отводится по более крупным венам. В самой кавернозной ткани обычно различается более поверхностная сеть тонких пазух и более глубокая сеть из широких сосудов. Стенки сосудов кавернозной ткани богаты гладкой мускулатурой. Кавернозная ткань слизистой носа резко отличается от кавернозных тел penis'a. В последних кровь приводится по артериям и отводится по венам, мышечная ткань располагается вне кровеносных пазух. В носу же мускулатура в кавернозной ткани включена в стенки пазух. Zuckerkandl считал, что в кавернозной ткани в носу совсем не бывает мышечной ткани, не связанной со стенками кровеносных сосудов, но последующие авторы, занимавшиеся этим вопросом, пришли к выводу, что в носу встречаются также независимые от сосудов пучки мышечных волокон (Schiefferdecker, Kubo, Schmaecher и др.).

Кавернозная ткань развита в слизистой респираторной области не повсюду одинаково. Больше всего она встречается на нижней раковине, по краю средней раковины и на заднем конце средней и верхней раковины. Schiefferdecker находил кавернозную ткань в tuberculum septi. В остальных местах кавернозная ткань заменяется венозной сетью.

Zuckerkandl считает, что значение кавернозной ткани в носу заключается в том, что с ее кровенаполнением повышается кровяное давление в слизистой, кровообращение замедляется, способствуя усилению секреции и теплоотдачи. Döderlein (62), как мы уже приводили, анемизируя слизи-

стую носа у человека путем смазывания адреналином, не обнаруживал в связи с этим уменьшения теплоотдачи в носу. На этом основании он отрицает широко распространенный взгляд о нагревательной функции кавернозной ткани. Mink (101) высказал мнение, что роль кавернозной ткани сводится к регуляции количества проходящего через нос при вдохе и выдохе воздуха.

Richter (123), повидимому, первый применяет сравнительно-анатомический метод в изучении кавернозной ткани носа. Он ограничивается изучением носа полуобезьян и обезьян. У *Macacus* кавернозная ткань сильно распространена повсюду в слизистой носа („едва ли имеется место без кавернозной ткани“—говорит автор). У *Nycticebus* кавернозной ткани меньше, чем у *Macacus*, но значительно больше, чем у человека, и встречается также под обонятельным эпителием. У orang-утанга кавернозная ткань располагается, главным образом, на боковой стенке, на раковинах и бороздах между ними. Richter считает полученные им данные доказательством важной роли кавернозной ткани. В придаточных полостях у обезьян и у человека кавернозная ткань не обнаружена. Zange (цит., по Richter'у) в 1933 г. опубликовал результаты исследования кавернозной ткани в носу у казенного человека. В противоположность данным литературы автор этот обнаружил кавернозную ткань внутри носовых ходов, у входа в придаточные полости, и даже в слизистой придаточных полостей. Richter находил у зародышей и детей человека типичную кавернозную ткань внутри носовых ходов. Kritch (90), занимавшийся вопросом об изменениях носовой раковины и слизистой у человека в связи с возрастом, считает, что эректильная ткань начинает развиваться с 7—8 лет и занимает в слизистой носа гораздо больше места, чем обыкновенно это описывается.

В железистом и кавернозном слое lam. propria отмечается убыль клеток и некоторое утолщение соединительнотканых волокон, хотя и здесь соединительная ткань остается еще сравнительно рыхлой и тонкой с большими тканевыми щелями. Эластических волокон, кроме периостальных, сравнительно мало. От периоста отдельные пучки эластических волокон идут в кавернозный слой; в железистом слое эластические волокна почти отсутствуют; в лимфоидном слое эластические волокна встречаются, главным образом, вокруг сосудов. Во всех слоях слизистой попадают отдельные возбудительные клетки. В слизистой респираторной области находятся еще в соединительной ткани по близости от обонятельной области в разном количестве клетки с пигментными желто-коричневыми зернышками.

Последнее время рядом авторов (Дреннова (63), Ходяков (141) и др.) уделяется большое внимание изучению в слизистой носа ретикуло-эндотелиальной сети, или Goldman-я'овского аппарата. В слизистой носа наряду с коллагенной и преколлагенной волокнистой сетью имеется высоко развитый эластический аппарат. Эластические и коллагенные волокна образуют сеть, в петлях которой располагается, как паренхима, большое количество клеток. Наряду с фибробластами и зрелыми соединительно тканными клетками здесь находят многочисленные лимфоциты. Очень многие из этих клеток содержат зернышки, окрашивающиеся введенным интравитально Tripaflau; это — блуждающие клетки, напоминающие плазмодиты Равье, адвентициальные и периваскулярные клетки Marschand'a, большие моноциты. Goldman и др. приписывают клеткам с подобными свойствами барьерную функцию. Aschoff и его школа обозначают их, как ретикуло-эндотелиальную систему. Наличие в слизистой носа ретикуло-эндотелиальной сети дает повод думать, что нос представляет собой не только механический, но и биологический фильтр против различных вредных агентов.

Лимфатические сосуды слизистой носа и придаточных полостей хорошо развиты и несут лимфу в глубокие лимфатические узлы лица и шеи. Между лимфатическими сосудами правой и левой половины носа существуют анастомозы. По направлению кверху сеть лимфатических сосудов становится более бедной. Чудносветов (148), путем введения туши в субарахноидальное пространство у обескровленных животных, устанавливает связь между лимфатической системой носа и мозга по тонким анастомозам в эпи-и периневральных путях обонятельного нерва. Miyazaki (102) различает в слизистой носа поверхностные и глубокие сети лимфатических сосудов. Первые располагаются несколько ниже поверхностной сети кровеносных капилляров; более тонкие и густые по своей структуре, они конвергируют в сторону хоан и переходят в слизистую глотки. Более глубокая сеть лимфатических сосудов лежит на высоте венозного сплетения. Лимфатические сосуды слизистой носа, по Miyazaki, не проникают в черепную коробку.

Нервные окончания в *reg. respiratoria* были подробно изучены у кошки и мыши Retzius'ом (121), у телят Kalitius'ом (79). Пучки чувствительных нервных волокон, относящиеся к *p. trigemini*, проходят в подэпителиальном слое параллельно поверхности слизистой. Отсюда перпендикулярные веточки направляются в эпителиальный слой, где они, разветвляясь, свободно оканчиваются под его поверхностью. Schiefferdecker нашел у человека подоб-

ную же картину. Riegele (124), пользуясь методом окраски по Bielschowsky, доказывает связь неврофибрилл автономной нервной системы в носу с ретикуло-эндотелиальной системой слизистой и делает отсюда ряд клинических выводов. Yamado (64), путем эксперимента на 80 собаках, доказывает, что автономные нервы имеют трофическое влияние на ткань носа: после их перерезки наступает перерождение ткани и, наконец, атрофия раковин. По его мнению, чувствительные волокна не имеют значения для трофики, экстирпация gangl. sphenopalatinum тормозит носовую секрецию.

По строению слизистой придаточные полости носа относятся к респираторной области. В придаточных полостях слизистая значительно тоньше, чем в носу. Утончение происходит за счет всех элементов респираторной слизистой. МрМЦЭ—более низкий, чем в носовой полости, располагается только 2—3 рядами. М. б. едва заметна или совсем отсутствует. В очень тонкой lam. propria, тесно связанной с периостом, носовые железы в общем встречаются реже; по Schiefferdecker'у они могут на небольших участках совсем отсутствовать. По Cutore (цит. по Schumacher'у) железы в большем количестве встречаются в области hiatus и убывают по мере удаления от этого пункта; на латеральной стенке Гайморовой полости, например, находят в слизистой меньше всего желез. В лимфоидном слое слизистой в придаточных полостях носа очень мало белых кровяных телец и совсем нет лимфатических узелков. Небольшое количество эластических волокон равномерно распределено по всей толще слизистой. Кавернозной ткани в слизистой придаточных полостей носа обыкновенно не находят. Сеть капилляров располагается в поверхностных частях l. p., более крупные сосуды идут глубже в слизистую. По Strubell'ю (цит. по Schumacher'у) кровеносные сосуды слизистой Гайморовой полости, спонгиозной части верхней челюсти и зубов сильно анастомозируют между собой. Лимфатическая же сеть в слизистой Гайморовой пазухи хорошо развита и не находится в связи с зубными альвеолами (André (2)). Некоторые авторы (André, Falconet) указывают на связь лимфатических сосудов слизистой и подлежащей костной ткани. По Falconet, например, лимфатические сосуды лобной пазухи анастомозируют через кость с перинервным пространством. Grünwald (55) считает, что лимфатические пути слизистой придаточных полостей и собственной полости носа находятся в связи между собой и нигде не проходят через костную стенку. Нервную сеть в слизистой придаточных полостей изучал Calamida (цит. по Schumacher'у). Нервы идут вместе

или независимо от сосудов. Отдельные нервные волокна проникают между эпителиальными и железистыми клетками, оканчиваясь пугловчатым расширением.

Обонятельная область.

Слизистая обонятельной области характеризуется особым строением эпителия, наличием Баумановых желез, отсутствием *membrana basilaris*.

Обонятельный эпителий у человека имеет приблизительно толщину в 0,06 м/м (по Вгппп'у толщина колеблется от 0,054 до 0,081). У человека обонятельный эпителий тоньше, чем у домашних животных. Напр., у собаки толщина этого эпителия достигает 0,2 м/м, у кошки 0,13 м/м, у телянка 0,13 м/м, у кролика и овцы 0,12 м/м. У животных макросматов обонятельный эпителий значительно толще респираторного, у человека разница в толщине обоих этих видов эпителия незначительная. Обонятельный эпителий состоит из клеток 3-х родов: опорных, чувствительных обонятельных, базальных. Опорные клетки представляют собой высокие цилиндрические элементы, идущие от поверхности до основания. Они напоминают по форме мерцательные цилиндрические клетки, только не имеют ресничек. Свободная поверхность их ограничена по Вгппп'у тонкой кожей, т.е. *membrana limitans* с поперечно-исчерченной каймой. Утолщенные в верхнем отделе, опорные клетки становятся значительно тоньше книзу и у основания вилокобразно разветвляются. Приблизительно на границе утолщенной и более тонкой части опорной клетки располагается яйцевидное ядро. Для обонятельного эпителия характерно, что ядра в опорных клетках располагаются в одном ряду на определенном расстоянии от поверхности слизистой. Ядра эти интенсивно красятся кармином. В равномерно гранулированной протоплазме опорных клеток отмечаются пигментные зернышки, обуславливающие макроскопическую окраску обонятельного эпителия в желтый или коричневый цвет. Nucleus в ядрах опорных клеток не так резко выступает, как в обонятельных чувствительных клетках. Kolmer (83) в опорных клетках обонятельного эпителия обнаруживал фибриллярную структуру, которую он считает характерной для опорных клеток и друг. органов чувств.

Базальные клетки, описанные впервые Sidky (129), относятся к категории опорных, располагаются одним слоем у самого основания между тонкими отростками опорных и чувствительных клеток, и имеют шаровидное ядро.

Обонятельные чувствительные клетки имеют тело и два отростка: периферический и центральный.

В теле клеток имеется светлое, с хорошо выраженным ядрышком, шаровидное ядро, расположенное ближе к центральному отростку. Периферический более толстый отросток направляется к поверхности эпителия, где он оканчивается пучоватым утолщением, на котором имеется 6—8 обонятельных волосков (Villi). По мнению ряда авторов, на обонятельном эпителии у живого происходит мерцательное движение волосков. Schumacher считает, что мерцательное движение в обонятельной области может наблюдаться только на имеющихся тут островках МрМЦЭ; волоски же обонятельных чувствительных клеток не способны к движению. По Van-der-Stricht'у обонятельные волоски связаны обонятельным пузырьком, расположенным в протоплазме чувствительной обонятельной клетки ближе к свободной поверхности. Центральный отросток имеет нитевидную форму и переходит непосредственно в нервное волокно, вступающее в пучок подобных волокон, который продолжается до Glomeruli в Bulbus olfactorius. Длина центрального и периферического отростка бывает различна. Таким образом, обонятельные клетки представляют собою периферически расположенные ганглионарные клетки, очень часто встречаемые в наружной коже у беспозвоночных. По своему отношению к нерву обонятельный эпителий схож с ретиной, в которой чувствительные клетки точно также непосредственно продолжают в волокна зрительного нерва, между тем, как в органе слуха, вкуса, осязании невроэпителий и волокна нерва находятся в контакте, а не в непрерывной связи. Обонятельные и чувствительные клетки количественно преобладают (на 100 опорных приходится, приблизительно, 160 чувствительных), следовательно, между двумя опорными клетками могут находиться несколько чувствительных.

Обонятельный эпителий в целом можно рассматривать, как модифицированный многорядный цилиндрический эпителий. Верхние ряды ядер (от 1 до 3-х) имеют овальную форму и принадлежат опорным клеткам. Ниже идут несколько рядов шаровидных ядер, относящихся к обонятельным чувствительным клеткам (у млекопитающих макросматов этот слой сравнительно обширнее). Наконец, у основания расположен один ряд шаровидных ядер в базальных клетках. Различение в обонятельном эпителии опорных и чувствительных клеток, выявление непосредственной связи, существующей между чувствительными обонятельными клетками и волокнами обонятельного нерва,—затруднительно в слабом увеличении при обычных методах окраски, особенно в слизистой носа у человека. Правильно было понято строение обонятельного эпителия

впервые Eckhardt'ом на основании изучения слизистой носа у лягушки. M. Schultze (159) проверил и подтвердил это по всему ряду позвоночных, включая человека (прекрасный пример значения сравнительно-анатомического метода в изучении носа). Однако, только введение методов окраски по Golgi и метиленевой синькой дали возможность ясно доказать ганглиозный характер чувствительных клеток. Дальнейшим подтверждением этого взгляда явилось обнаружение Kolmer'ом невροфибрилл в самих чувствительных клетках.

При обычных методах окраски обонятельный эпителий узнается, главным образом, по двум признакам: во 1-х, первый ряд ядер в нем гораздо более удален от свободной поверхности эпителия, чем в МрМЦЭ, во 2-х, бокальчатые клетки в обонятельном эпителии отсутствуют. Кроме того, ориентировка, как увидим, облегчается наличием в *lam. propria* соответственно обонятельному, эпителию Баумановых желез, пучков и стволиков обонятельного нерва, хорошо различаемых без специальной обработки.

Для точного выявления границ обонятельного поля приведенные признаки недостаточны. Schumacher (158) находил поблизости от обонятельного эпителия участки МрМЦЭ без бокальчатых клеток. Появление Баумановых желез тоже не вполне совпадает с границей обонятельного поля; железы эти иногда встречаются наряду с носовыми железами в области средней раковины в отдалении от обонятельного поля. Наличие Баумановых желез под МрМЦЭ, встречающихся островками по периферии обонятельного поля,—обычное явление.

В обонятельной области между эпителием и *lam. propria* нет *membr. basilaris*,—последняя характерна только для респираторной области.

Лимфоидный слой в 1. р. в обонятельной и респираторной области одинакового строения; однако у детей слой этот в обонятельной области сравнительно более развит (Suchanek). Под лимфоидным слоем встречаются густые, переплетающиеся между собой соединительнотканые пучки, непосредственно переходящие в периост. Эластической ткани в обонятельной области меньше, чем в респираторной. Rugani (125) находил эластическую ткань в обонятельной области в той же мере, что в респираторной области.

Glandulae olfactoriae (Баумановы железы), как правило, располагаются только под обонятельным эпителием; однако, отдельные обонятельные железы могут встречаться, как сказано выше, под МрМЦЭ, поблизости от обонятельного поля и даже поодаль от него на средней раковине (Schumacher). Обонятельные железы имеют в общем

трубчатую форму. Для них у человека характерно то, что выводной проток поблизости от покровного эпителия, как правило, образует в л. р. значительное расширение—резервуар. Suchanek считает это расширение результатом задержки секрета, следовательно, патологическим явлением. Grün, Schumacher, Kallius возражают против этого на основании того, что подобные расширения в Баумановых железах обнаруживаются у новорожденных и у взрослых в нормальных условиях. По своему строению Баумановы железы значительно отличаются от смешанных желез в респираторной области. Schumacher не соглашается с мнением Grün'а и др., что обонятельные железы являются серозными,—он относит их к особой группе специфических желез, функция которых заключается в быстрой очистке поверхности обонятельного эпителия от пахучих веществ путем смывания (Ebneg (163).

В обонятельной области у человека нет кавернозной ткани. Сеть капилляров, расположенная под эпителием, местами своими петлями проникает непосредственно в эпителий (Bovier-Lapierre (9). Viollet (35) подвергает сомнению наличие сосудов в эпителии.

Кеу и Retzius (80) и ряд других авторов доказывали путем инъекции, что лимфатические сосуды в *reg. olfactoria*, субарахноидальных и субдуральных пространствах связаны между собой анастомозами. По их данным, инъекционная масса проникала даже в обонятельный эпителий до его свободной поверхности. Andre (2) и Zwillingер (144) считали, что лимфатическая сеть обонятельной области в известной степени независима от лимфатических сосудов *reg. respiratoria*; по их мнению, только лимфатические сосуды обонятельной области связаны с перименингеальными пространствами (см. выше работы Чудносветова и Miyazaki).

Многие авторы находили в обонятельной области в эпителии нервные окончания тройничного нерва. Рубашкин подтвердил это у эмбриона курицы.

Границы обонятельного поля у человека особенно подробно были изучены Grün'ом методом реконструкции у двух казненных людей. Оказалось, что обонятельная область незначительна по своим размерам и занимает, главным образом, средний отдел верхней раковины и противолежащий соответственно этому отдел перегородки. По Grün'у, обонятельное поле имеет форму „континента, имеющего большое количество малых и больших морей, полуостровов, мысов, и к которому принадлежит ряд островов“. Положение границ обонятельного поля, повидимому, сильно колеблется индивидуально под влиянием различных факторов. По Suchanek, напр., в результате

воспалительных процессов в слизистой обонятельный эпителий может замещаться МрМЦЭ и даже МсПЭ.

Много работ посвящено вопросу о границах между МсПЭ и МрМЦЭ. Приблизительно граница эта устанавливается по линии *arctura piriformis*. Передний конец нижней раковины и передний отдел нижнего носового хода в большинстве случаев у взрослых покрыты МсПЭ, между тем, как у некоторых индивидуумов МрМЦЭ начинается впереди от нижней раковины. Kallius во многих случаях находил у человека в носу МсПЭ вплоть до входа в средний носовой ход и дальше назад, считая это нормой. По Orrikoferу МсПЭ переходит на нижнюю и среднюю раковину в 63%, располагаясь, главным образом, на той стороне слизистой раковины, которая обращена к перегородке, следовательно, к общему носовому ходу; он находил даже в этих местах ороговение поверхностных слоев эпителия. По Chariton'у у зародышей и новорожденных МсПЭ никогда не встречается на нижней раковине. Автор этот считает, что продвижение границы МсПЭ назад по направлению к хоанам отмечается уже в процессе развития зародыша, следовательно, не зависит от внешних воздействий на слизистую. Он выдвигает гипотезу, что все виды эпителия в носу образуются из одной общей формы «раннего эмбрионального респирационного эпителия», из которого в процессе развития зародыша получается плоский, переходный и респираторный эпителий. Chariton считает невыясненным, продолжают ли эмбриональные процессы, обуславливающие возникновение в носу МсПЭ, постэмбрионально. Вместе с тем Chariton допускает возможность перехода МрМЦЭ в МсПЭ также под влиянием внешних факторов, хотя ему неизвестно: „имеем ли мы тут дело с замещением в том смысле, что находящиеся *in loco* клетки-индивидуумы цилиндрического эпителия непосредственно превращаются сначала в переходный, а затем в плоский эпителий,—процесс, который единственно мы вправе назвать метаплазией?— Или сперва цилиндрические клетки гибнут вследствие вышеупомянутых вредностей, а затем более стойкий плоский эпителий, гесп. переходные эпителиальные клетки, надвигаются на их место. В последнем случае процесс надо было бы отмечать не как метаплазию, а скорее, как замещение (*restitutio*)“.

Заслуга Chariton'a заключается в том, что он первый для выяснения вопроса о метаплазии эпителия в носу прибегнул к изучению эмбрионов человека и к сравнительной анатомии. В отношении гортани это сделал другой автор Patzelt. Последний на цел, что у 7-ми недельного зародыша весь надгортанник и гортань выстланы однородным эпителием, состоящим из 2—3 слоев цилиндриче-

ских клеток; уже на 8-й неделе поверхностные эпителиальные клетки на гортанной стороне превращаются в мерцательные. В течение 3-х месяцев эмбриональной жизни происходит превращение многослойного цилиндрического эпителия в МрМЦЭ; еще до рождения на большей части ларингеальной поверхности МрМЦЭ замещается МсПЭ. Таким образом, Patzelt, как и Chariton, указывает на то, что переход цилиндрического эпителия в плоский происходит в процессе эмбрионального эпигенетического развития. Это находится в противоречии со взглядом Schumacher'a на роль прижизненных факторов в метаплазии эпителия. Возможно, что причины метаплазии цилиндрического эпителия в плоский надо искать в условиях пребывания зародыша в материнском организме, являющемся для него внешней средой. В общем вопрос о переходе одного вида эпителия в другой надо считать невыясненным. Окончательное свое разрешение этот вопрос получит в эксперименте. Мы сделали попытку проверить экспериментально (73) „во 1-х, можно ли путем длительного воздействия пыли на слизистую носа у кролика вызвать метаплазию мерцательного цилиндрического эпителия в плоский без предварительного острого воспаления слизистой в целом, и, во 2-х, может ли слизистая носа у кролика дистрофироваться под влиянием пыли исключительно в силу первичных изменений в эпителиальном слое“.

Носовые железы и кавернозная ткань в носу, как правило, располагаются под МрМЦЭ. Надо полагать, что между МрМЦЭ, носовыми железами и кавернозной тканью существует также функциональная зависимость, т. е. работа желез и сосудов в значительной степени определяется раздражением мерцательного цилиндрического эпителия внешними факторами (пыль, газы, температурные колебания). Если это будет доказано, замена на более или менее значительном участке слизистой носа МрМЦЭ МсПЭ под влиянием, например, пыли должно бы повлечь за собой нарушение функций желез и кавернозной ткани и, следовательно, послужит причиной дистрофии слизистой. При толковании данных нашего опыта, мы столкнулись с необходимостью дальнейшего углубления наших знаний о нормальной анатомии и гистологии носа у подопытных животных. Вопрос о метаплазии и границах эпителия в носу имеет определенный интерес с точки зрения патологии носа и подлежит еще разработке.

* * *

Мы считали необходимым подробнее остановиться на гистологии слизистой носа у человека, так как изуче-

ние носа у лабораторных животных в конечном счете ставит себе целью вырешение вопросов, касающихся человека. Рассматривая слизистую носа у амфибий, птиц и грызунов, нам придется очень часто равняться по человеку, поэтому предварительное знакомство с анатомо-гистологической картиной человеческого носа имеет большое значение для цельности изложения вопроса. Мы ограничились гистологией слизистой и не коснулись анатомии носа человека в целом, исходя из того, что последний вопрос хорошо разработан, включен в учебники и предполагается хорошо известным.

Г л а в а IV

СУЩНОСТЬ И ЗНАЧЕНИЕ МАКРО-И МИКРОТОПО- ГРАФИИ, КАК МЕТОДА МОРФОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ НОСА У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ.

В морфологии животных и человека вопрос об иллюстрации изучаемого органа имеет исключительное значение. Возможность с помощью препарата, модели, рисунка, фотоснимка, схемы запечатлеть сделанное наблюдение является залогом развития морфологической науки. Если нам пришлось бы, напр., в анатомии или гистологии, ограничиваться только словесным описанием предмета, прогресс этих наук безусловно остановился бы.

Существует много методов иллюстрации. В первую очередь надо указать на очень распространенный способ иллюстрации путем демонстрации препаратов. Техника приготовления анатомических, гистологических и эмбриологических препаратов разрабатывается издавна и к настоящему времени достигла большого совершенства (см. Воробьев: „Анатомия человека“, глава „Развитие анатомической методики“, стр. 18).

Если имеют дело с мелким анатомическим или гистологическим объектом, для изучения его пользуются часто реконструкцией из восковых пластинок или из папье-маше. В виду кропотливости этого метода К. Peter (115) считает, что он показан только в тех случаях, когда нельзя обойтись графической иллюстрацией.

Демонстрация препарата или его реконструкции имеет большое значение для наглядности изложения предмета. Но метод этот хорош, главным образом, для того, чтобы дать представление о внешней форме органа. Для ознакомления с внутренним расположением частей нередко бывает необходимо дополнительное приготовление препаратов путем разрезов основного препарата в разных направлениях (разборный препарат). Если внутри препарата имеются полости, то для изучения их иногда прибегают к отливке моделей, например, из Вудовского металла. Иллюстрация препаратами сильно затрудняется, когда мы имеем дело с редким материалом. Кроме того, демонстрация препаратов может быть использована только в узком

кругу—в аудитории, в музее. Пользование этим методом несколько расширяется путем приготовления моделей, простых и разборных, но и в этом виде он не годится для массового применения. Для последней задачи гораздо более подходят рисунки, фотоснимки, микрофотограммы, т. е. они могут быть использованы для печати.

Рисунки и фотоснимки представляют препарат в одной плоскости и в перспективе с определенной точки зрения. Для того, чтобы получить более полное понятие о препарате, необходимо сделать ряд рисунков или фотоснимков с разных точек зрения. Рисунки могут быть схематичные, полусхематичные или натуральные. В общем на рисунке всегда более или менее подчеркиваются определенные интересующие автора детали. Фотоснимки всегда отражают натуральную картину препарата. Нередко применяется комбинация фотоснимка и рисунка,—фотоснимок в большей или меньшей мере „подправляется“ затусовыванием ненужных деталей.

Рисунки и фото, сделанные с препарата, как бы многочисленны они не были, не могут заменить непосредственного ознакомления с препаратом. В известной степени недостаток рельефности устраняется применением стереоскопических рисунков и фотоснимков.

Характер иллюстраций значительно меняется, если морфологическое изучение связано с топографическими задачами. Уже в описательной анатомии имеются элементы топографии. Обозначение сторон, ограничивающих, например, кость, отметки на ней бугров, шероховатостей, отверстий и т. д. имеет значение, как опознавательные пункты, которые широко используются: 1) при словесном описании кости в норме и патологии, 2) для сравнения данной кости у разных индивидуумов и в разные периоды развития у одного и того же индивидуума. В топографической анатомии опознавательные пункты необходимы при действительном изучении формы путем распилов или разрезов в определенных направлениях. Такое изучение формы в начале применялось, главным образом, для хирургических целей (хирургическая анатомия). Пирогов еще в середине прошлого века применил метод распилов замороженных трупов (т.-н. метод „ледяной“ скульптуры) для изучения расположения взаимоотношения органов и тканей в определенных областях человеческого тела. В предисловии к знаменитой „Хирургической анатомии артериальных стволов и фасций“, 1837 г., Пирогов говорит: „Пусть анатом до мельчайших подробностей изучит человеческий труп,—все-таки он никогда не будет в состоянии обратить внимание учащихся на те пункты анатомии, которые для хирурга в высшей степени важны, а для него

могут не иметь ровно никакого значения". Пользуясь своим методом, Пирогов и многочисленные его последователи, у нас и за границей, вскрыли большое количество важных практически и теоретически фактов о форме, положении и взаимоотношении органов, которые обыкновенной препаровкой не могли быть обнаружены. Достаточно для примера привести факт, что Пирогов первый правильно вскрыл взаимоотношения между носом и придаточными полостями. Между тем, до работы Zuckerkandl'a и Killian'a у ринологов существовали неправильные представления об этом клинически важном вопросе (Denker и Kahler т. I стр. 2). Анатомическая картина, получавшаяся в результате разрезов и распилов, фиксировалась Пироговым в виде рисунков. Пироговский атлас распилов на замороженных трупах („Anatomia topographica sectionibus per corpus humanum congelatum triplici directione ductis illustrata, v. I—IV, Petropoli, 1853) до сих пор сохранил свою ценность и интерес.

Топографическое изучение органа имеет большое значение не только для хирургии. Изучение мозга на срезах представляет собой прекрасный пример использования топографического метода в нормальной анатомии. Кроме того, топографическая ориентировка в органе очень важна в экспериментальной морфологии и экспериментальной медицине.

Топографическая иллюстрация, представляя орган в виде ряда приготовленных в одном каком-нибудь направлении срезов, имеет ряд преимуществ. Каждый срез, взятый в отдельности, дает действительное понятие о внешнем и внутреннем строении органа в определенной плоскости. Если подобрать из серии таких срезов, сделанных, например, поперечно в передне-заднем направлении, наиболее характерные, можно составить из них таблицу, которая даст возможность представить орган в целом. Более подробно сущность и значение этого метода мы постараемся выяснить на примере применения его к носовой полости.

* * *

Нос представляет собой сложный полостной орган. При исследовании носа у живого человека (при риноскопии) мы видим только отдельные участки полости и судим о состоянии полости в целом путем обобщения. И на трупе можно осмотреть (следовательно, изобразить) не нос в целом, а только отдельные сагиттальные или горизонтальные срезы. Можно приготовить общий препарат, например, внутреннего уха, глаза, но не носа. Объясняется это тем, что в носу нас интересует картина полости внутри. В таком случае иллюстрация может быть проведена только с помощью распилов основного препара-

та носа на части. Для того, чтобы все-таки получить понятие о форме полости носа в целом, прибегают к приготовлению слепков носа из пластического материала. Обычно пользуются для этого Вудовским металлом, мы готовили слепки носа и придаточных полостей у лабораторных животных из зубоврачебного пломбирочного материала (74). Такая модель, конечно, не дает представления о форме носовых раковин и относится к стенкам полости, как матрица к патрице. У мелких объектов (лягушка, тритон, эмбрионы) макроскопическое изучение носа на распилах и слепках затруднительно. В этом случае в известной степени полезной оказывается упомянутая выше реконструкция носа в увеличенном виде из восковых пластинок или палье-маше по Peter-Bohl. Применение этого метода в ринологии заметно расширяется. Реконструкция носа в целом может дать понятие о внутреннем строении только в том случае, если будет разборной. Thrams (133) дает реконструкцию носа у двух исследованных им экземпляров *Pipa americana* (бесхвостая амфибия). Richter (122) приготовил модель—реконструкцию левой половины носа у шестимесячного эмбриона. В медиальной стенке модели он прорезал окно, через которое можно было обозреть носовую полость и раковины слева. Watanabe (21) изучал эмбриологию носа у бесхвостой амфибии на моделях, приготовленных из бумажных пластинок толщиной в 0,9 мм; он считает, что бумажные пластинки лучше передают детали, чем восковые. Трутнев (134), Чудносветов (149) реконструировали нос у эмбрионов разного возраста.

Метод реконструкции ценен для восстановления форм отдельных деталей носа. Вигли давно использовал этот метод для определения границ обонятельного поля у человека. Maziarski (99) приготовил модель носовой железы. Hillenbrand (50) изучал на пластинчатых моделях развитие и строение перегородки носа у эмбрионов. Alverdes (1) путем реконструкции исследовал апокринные железы у человека. Watanabe (21) изучал на большом количестве моделей развитие слезно-носового канала у японских амфибий. Приготовление реконструкций имеет значение только для наглядной иллюстрации общей формы носовой полости или ее деталей у мелких объектов. Как мы сказали, реконструкции, как и препараты, ценны для применения самим автором в тесном кругу в—аудитории или музее. В печати обыкновенно пользуются сделанными с препаратов, моделей или реконструкций рисунками или фотоснимками, что значительно понижает демонстративность иллюстраций.

Для изображения внутреннего строения носа обыкновен-

но берется наиболее характерная и сложная латеральная стенка, один или несколько фронтальных (реже, сагиттальных) срезов. Фронтальные срезы имеют то преимущество, что на одном и том же рисунке дают представление о действительном строении всех стенок полости в данной плоскости справа и слева. Это очень важно, т. к. у многих млекопитающих, особенно же у птиц и амфибий, верхняя и нижняя стенки представляют не меньший интерес, чем латеральная; у эмбрионов мы видели, что раковины в процессе развития перемещаются с медиальной стенки через верхнюю на латеральную. На фронтальных срезах легко представить взаимоотношения между носом и придаточными полостями.

Для полной топографической иллюстрации носовой полости в печати приготовление препаратов, моделей, реконструкций недостаточно. Мало удовлетворяют в этом отношении перспективные рисунки и фотоснимки. Гораздо более подходит для этой цели приготовление срезов, особенно гистологических, с которых легко получить действительное (не перспективное) изображение препарата в одной плоскости. Единичные срезы, как бы характерны они не были, не дают представления о носе в целом. Если это сагиттальные срезы, по ним можно судить только об одной стороне препарата—правой или левой. На фронтальных срезах видны обе половины носовой полости в одной данной плоскости. Для того, чтобы по фронтальным срезам можно было судить о том, как меняется строение носа в направлении спереди назад, необходимо приготовить целую серию таких препаратов. Для иллюстрации нет надобности пользоваться полной серией срезов,—достаточно для этого подобрать из серии наиболее типичные срезы и составить из них таблицу. Такая таблица представляет собой более или менее полную топографическую картину данной носовой полости. В известной степени для подобной иллюстрации нам служила прототипом макро-и микротопография внутреннего уха (см. Denker и Kahler, т. VI, ч. I, гл. V), макро-и микротопография мозга. Убедившись в преимуществах подобной иллюстрации носа, мы приготовили такие таблицы у 8 лабораторных животных: у 3-х амфибий (лягушка, тритон, аксолотль), 2-х птиц (голубь, курица), 3-х грызунов (кролик, морская свинка, белая мышь).

В первый раз мы столкнулись с необходимостью топографической иллюстрации носа в целом, когда в 1929 году мы поставили себе задачу проверить действие пыли на слизистую носа у кролика (72, 73). Знакомясь предварительно с нормальным строением слизистой носа у кролика на серии фронтальных срезов, мы убедились, что

гистология эпителия и подэпителиального слоя слизистой сильно меняется в направлении спереди назад и снизу вверх. Например, на одном и том же фронтальном срезе можно встретить внизу МСПЭ, в средней части—МрМЦЭ, а сверху—обонятельный эпителий; в направлении спереди назад легко проследить, как МСПЭ постепенно переходит в МрМЦЭ и обонятельный эпителий. Для того, чтобы правильно судить о характере воздействия пыли на слизистую в нашем эксперименте, необходимо было найти способ топографической иллюстрации носа, который позволил бы отмечать состояние и распределение разных видов эпителия, желез и т. д. в норме или в результате произведенного опыта. Это побудило нас группировать в серии фронтальные срезы по определенным опознавательным признакам. У кролика удобнее всего было при делении носа на области и отделы исходить из картины неба и зубов (от зубов до переднего края щели—I область, от переднего до заднего края костной щели в небе—II область, далее назад—III область, см. табл. VI и рис.). Выбранные на небе опознавательные пункты хорошо видны на препаратах макроскопически и дают возможность легко разложить серию по областям. Из группы срезов, относящихся к одной области, выбирались путем изучения 3 наиболее характерных по конфигурации полостей, носовой перегородки и раковин среза, представлявших отделы этой области. Из отобранных таким образом препаратов готовилась таблица (см. табл. VI), в которую входило 9 рисунков, представлявших точные контуры носовых полостей (раковин, носовых ходов, носовой перегородки) в определенной плоскости; ненужные детали на рисунках затушевывались. Для наших целей таблица из 3-х областей и 9 отделов представляла достаточную основу для топографической иллюстрации.

Полученная таблица в первую очередь помогла нам ориентироваться в многочисленных разнообразных препаратах серии. По выработанным опознавательным признакам мы получили возможность распределить препараты любой серии фронтальных срезов кроличьего носа по областям и отделам, руководствуясь лежащей перед нами таблицей. Таблица дала возможность, как на географической карте, отмечать распределение в носу у кролика эпителия, желез и служила исходным пунктом исследования ряда деталей, которые при изучении другими способами остались незамеченными. Мы прибегали к приготовлению слепков, дополнительному изучению основного препарата и отдельных тканей только для того, чтобы проверить и подкрепить сделанные на фронтальных срезах наблюдения. Таким образом, таблица оказалась полезной

не только для иллюстрации, но имела большое значение в самом процессе изучения носа у кролика.

Топографическое изучение носа у кролика дало возможность гораздо точнее, чем это раньше делалось, судить о происшедших в результате опыта изменениях в слизистой носа. О метаплазии одного вида эпителия в другой, об атрофии желез и т. д. нельзя было говорить, не зная распределения их и локализации в норме. Сравнение нормы с патологией облегчается еще тем, что на фронтальных срезах всегда видны обе стороны носовой полости, из которых одна может быть в эксперименте контрольной. На приготовленных нами сериях фронтальных срезов у ряда кроликов мы убедились в том, что полученные нами таблицы, при небольших индивидуальных отличиях, остаются типичной для взрослого кролика.

Применявшаяся нами гистологическая техника следующая: После быстрой декапитации головка кролика без нижней челюсти и без шкурки фиксировались в 10-ти % формалине. Декальцинация производилась в 5% азотной кислоте, после чего препарат по линиям АВ, А¹В¹, А²В² разрезался перпендикулярно к небу на три части, которые после обезвоживания заливались в целлоидин. Укрепление на блоках производилось таким образом, что при резке на микротоме получалась серия фронтальных срезов в направлении спереди назад. Препараты красились гематоксилином и эозином.

Результаты топографического изучения носа у кролика побудили нас применить этот метод для исследования носа у двух других лабораторных грызунов: у морской свинки и белой мыши. Величина головок у этих животных позволяла поместить весь препарат на одном блоке. Составленные нами для морской свинки и белой мыши таблицы (табл. VI и VIII) подтвердили типичность картины носа у каждого вида грызунов. Даже при беглом взгляде на таблицы бросается в глаза, что каждая из них отличается большим своеобразием, несмотря на ряд общих черт, характерных для носа грызунов, как особого отряда позвоночных. При более близком изучении обнаружилось у каждого вида грызунов особенности в соотношении отдельных областей, строении слизистой, придаточных полостей и т. д. Таблицы, наглядно представляя существующие в носу у грызунов соотношения, открыли широкую далеко не исчерпанную нами возможность для дальнейшего топографического изучения у них носовой полости.

Вопрос о нормальном строении носа у птиц, в частности, у курицы и голубя, как увидим ниже, очень слабо освещен в литературе. Тем более благодарной представ-

лялась нам задача—применить к ним метод макро-и микро-топографии. Полученные таблицы фронтальных срезов носа у курицы и голубя (табл. IV и V), представляя в общем новый, птичий, тип носа, сильно отличаются одна от другой и представляют большой интерес, как основа для изучения ряда анатомо-гистологических деталей в носу у птиц.

Совершенно новую картину носа мы получили у амфибий (таб. I, II, III)*. У лягушки соотношения в носу оказались настолько сложными, что пришлось приготовить, наряду с фронтальными, также сагиттальные срезы. Для более ясного представления общей формы носа у амфибий, можно бы воспользоваться реконструкцией его по Peter Vogl[†]. Метод этот в данном случае имел бы только вспомогательное значение. Для словесного описания и топографии гораздо удобнее пользоваться топографической таблицей, нежели реконструкцией. Мы нашли достаточным в данном случае в дополнение к своим таблицам изучить рисунки с реконструкцией носа у амфибий в работах Thrams, Watanabe, Wagner (19), Ramachashi (119).

Из сказанного ясно то значение, которое имеет макро-и микро-топография у лабораторных животных для анатомо-гистологического изучения носа и для сравнения нормы с патологией в экспериментальной ринологии. В топографической таблице мы имеем счастливое сочетание свойств натурального препарата (в сущности, таблица представляет собой разборную модель препарата носа) и топографической карты.

Метод макро-и микро-топографии носа имеет определенные перспективы для применения в ряде других областей морфологии, кроме упомянутых.

В первую очередь надо указать на ценность топографического изучения носа в сравнительной анатомии. Из наших таблиц, охватывающих 8 видов позвоночных животных, ясно видна типичность картины носа для каждого класса, отряда и вида. Топографическая таблица представляет собой удобную основу для сравнения носа у разных животных и несомненно может дать материал для суждения о родстве, происхождении отдельных видов и подви-дов животных. Вейнерт (26, 27), исходя исключительно из картины лобных пазух, делает попытку решать вопрос о происхождении человека. Из человекообразных обезьян

*) Макро-и микро-топография носа у лабораторных амфибий разработана нами совместно с асс. Лепневой (каф. норм. анатомии и эмбриологии Вит. ветзоо-и мед. и-ты), 1935—36 г.

лобная пазуха всегда имеется у шимпанзе и гориллы, отсутствует — у орангутанга. На основании исследования лобной кости у всех отрядов млекопитающих Вейнерт говорит: — „Несмотря на видимо громадную дистанцию, разделяющую животных и человека, образование лобных пазух делит животный мир, отнимает у него два рода животных и помещает их рядом с человеком“. Вейнерт считает, что горилла, шимпанзе и человек представляют собой единый ствол развития и подтверждает этот вывод сравнительно-анатомическими исследованиями и изучением истории индивидуального развития. Лобные пазухи гориллы, шимпанзе и человека совершенно одинаковы в морфологическом отношении. Онтогенетическое возникновение лобных пазух у всех трех форм происходит одинаковым образом: в первые годы жизни у них, как и у остальных млекопитающих, нет лобных пазух; последние вполне развиваются только к моменту наступления половой зрелости. Лобные пазухи у хищных, являясь аналогичным образованием, устроены по иному принципу, чем у обезьян и человека. Вейнерт иллюстрирует свои исследования многочисленными фронтальными и сагиттальными разрезами черепа. Для каждого вида он дает не таблицу, а только разрез в одной плоскости, идущий через лобную пазуху.

Лобная пазуха является только одной из придаточных полостей носа. Нам кажется, что правильнее брать в основу сравнительно-анатомического изучения не одну лобную пазуху, а всю систему носовых полостей и ходов в целом.

Большим препятствием для развития эмбриологии носа у отдельных животных (следовательно и сравнительной эмбриологии) служило отсутствие единого, пригодного для широкого применения, способа иллюстрации. Топографическая таблица являлась бы и тут наиболее простым и целесообразным методом. Удивительно, что авторы, занимавшиеся реконструкцией носа у эмбрионов, имея в своем распоряжении серию гистологических препаратов, не использовали их для составления таблицы. По нашему, целесообразнее было бы прежде, чем приступать к реконструкции, изучить полученную серию препаратов и, сгруппировав их по определенным опознавательным признакам, выделить наиболее характерные для таблицы. Реконструкция должна бы служить только второстепенным дополнением к таблице для выяснения деталей. Такие таблицы, составленные для целых групп животных по одному и тому же способу, служили бы основой для широкого сравнительного изучения носовой области у эмбрионов, что крайне затруднительно с помощью реконструкции. Топографическое изучение области носа у зародышей

должно найти применение в экспериментальной эмбриологии. Schwarz (161,2) изучил у большого числа зародышей и новорожденных законы развития и формообразования раковин и слизистой носа в сравнении с средним ухом. Не касаясь сущности этой интересной темы, отметим здесь только качественную и количественную недостаточность иллюстраций, приводимых этим автором. Мы считаем, что этот вопрос требует развернутого топографического изучения.

Подведя итоги, мы отмечаем следующие основные преимущества метода макро-и микротопографии носа.

Топографическая таблица:

- 1) дает цельное понятие о внутреннем строении данной носовой полости,
- 2) служит чрезвычайно удобной основой для топографических целей,
- 3) является канвой для словесного описания носа,
- 4) облегчает сравнительно-анатомическое и эмбриологическое изучение носа,
- 5) технически легко выполняема и может быть широко использована в печатном виде.

Макро-и микротопографию носа надо характеризовать в основном, как видоизмененный Пироговский метод изучения анатомии. В носу этот метод имеет не меньшее значение, чем в других областях. Не случайно создатель топографической анатомии Пирогов первый вскрыл взаимоотношение между носом и придаточными полостями у человека. Несмотря на то, что этот метод имеет почти столетнюю давность, он до сих пор не получил систематического применения в изучении анатомии носа у животных. Мы постарались дать единый топографический метод исследования носа у лабораторных животных, исходя из научно-исследовательских задач экспериментальной ринологии. Одним из доказательств ценности этого метода является то, что он облегчил и сделал интересной работу по исследованию носа. С тех пор, как мы начали пользоваться топографической таблицей, изучение носа стало для нас особенно увлекательным, появилось стремление глубже и шире познакомиться со строением носа у разных животных в фило-и онтогенетическом разрезе. Нам приятно было отметить, что такой же интерес мы возбуждали у лиц, которых мы привлекали к изучению носа нашим методом.

Г л а в а V.

НОС У ЛАБОРАТОРНЫХ АМФИБИЙ

(у лягушки, тритона и аксолотля).

Общая характеристика класса амфибий. Амфибии, или земноводные, относятся к классу челюстноротых позвоночных. По географическому распространению амфибии сходны с пресноводными рыбами. Большая часть амфибий сосредоточилась около тропиков, но некоторые виды, например, травяная лягушка, встречаются даже за полярным кругом. В настоящее время насчитывается около 1100 видов амфибий, из которых около 1000 бесхвостых, 123 хвостатых и 37 безногих. В общем по своему строению амфибии стоят гораздо ближе к рыбам, чем к рептилиям; в некоторых случаях сходство так велико, что трудно провести границу между земноводными и рыбами. У амфибий в сердце имеется артериальный конус; артериальные дуги у них, как у рыб, отходят симметрично; сердце трехкамерное, подобно сердцу двоякодышащих рыб. Еще больше сходства с рыбами имеется у амфибий до метаморфоза. Наибольшее отличие амфибий от рыб заключается в строении конечностей, построенных по типу не плавника, а ноги.

Современные амфибии представляют следующие три резко обособленных отряда, не связанных промежуточными формами:

- 1) бесхвостые (*anurae*)—жабы и лягушки,
- 2) хвостатые (*urodelae*)—тритоны и саламандры,
- 3) безногие или червяги (*apoda*), роющиеся в земле, тропические формы.

Бесхвостые амфибии имеют короткое тело, задние конечности большей частью длиннее передних. По суше они передвигаются прыжками, в воде—плавают при помощи задних ног. Некоторые бесхвостые обладают способностью лазать по деревьям. У многих видов лягушек, живущих в лесах южной и восточной Азии, пальцы соединены перепонкой и конечности служат парашютом при планирующем полете.

Хвостатые амфибии имеют вытянутую форму тела с двумя парами коротких ног и более или менее длинным хвостом. Они плавают в воде при помощи боковых или винтообразных движений хвоста.

Кожа амфибий большей частью голая и снабжена большим количеством слизистых и серозных желез. Некоторые из них выделяют ядовитый секрет. Если ввести секрет из желез жабы под кожу птицам, мышам, щенятам, морским свинкам, это приводит к их гибели. Брэм рассказывает, как у него погибло несколько канареек от того, что он насыпал им в клетку свежего песку из банки, в которой жила большая жаба. Кожа амфибий обладает большой способностью всасывания и выделения воды и участвует в дыхании в большей степени, чем легкие. У семейства саламандр дыхание исключительно кожное, легкие у них вовсе не развиваются. Значение кожного дыхания для лягушки доказывается следующим опытом. Если у лягушки через рот вырезать легкие, она будет в очень влажном помещении жить так же долго, как лягушка с легкими, с другой стороны известно, что лягушка с неповрежденными легкими в сухом помещении скоро гибнет.

Малоценность легких у амфибий, связанная, несомненно, с низким уровнем развития у них кровеносной системы, необходимо должно учитываться при изучении морфологии носа.

Размножение и развитие амфибий протекает чрезвычайно своеобразно. У всех земноводных из яиц выводятся в первую очередь личинки, живые существа, не похожие ни по образу жизни, ни по строению на взрослое животное данного вида. В личиночной стадии земноводные имеют жабры и живут более или менее продолжительное время исключительно в воде. Переход личинки во взрослую наземную форму происходит путем метаморфоза. У бесхвостых метаморфоз сопровождается полной реорганизацией личинки, у других отрядов изменения менее глубоки и более постепенны. Интересно отметить, что земноводные в личиночном состоянии травоядны, после метаморфоза—плотоядные хищники, питающиеся насекомыми, червями. Существуют виды крупных лягушек, которые могут хватать птичек, раков, рыб. Некоторые земноводные могут достигнуть половой зрелости и размножаться в личиночном состоянии. Это явление носит название неотении (в переводе—задержка юности). Аксолотль, напр., является неотенической формой амблистомы и ранее долгое время принимался за самостоятельный вид амфибий. Только в 1865 году в Парижском ботаническом саду впервые было замечено превращение аксолотля в

амблистому. Опыты Chauvin показали, что такое превращение можно вызвать искусственно, ставя аксолотля в условия, вынуждающие его дышать вне воды воздухом. Выяснилось также, что наступлению метаморфоза может способствовать обильный корм, тепло, кормление щитовидной железой. Экспериментальное удаление щитовидной железы или железистой доли гипофиза у личинок амфибий предотвращает метаморфоз.

Для амфибий характерна большая или меньшая способность к регенерации. Если, например, у тритона отрезать хвост или ногу, эти органы у него вновь отрастают, при этом восстанавливаются мышцы и кости. У бесхвостых такого восстановления отрезанных частей не происходит. Раны у амфибий легко заживают. Лягушки выносят такие раны, от которых другие животные погибают. Лягушка, например, живет, прыгает со вскрытым спинным мозгом. Если сильно заморозить лягушку и потом медленно ее отогреть, она оживает. Земноводные отличаются большой способностью к продолжительному голоданию. Жабы остаются живыми, не принимая никакой пищи более года.

Наряду с этой выносливостью амфибий к голоду, холоду и ранениям, интересно отметить их отношение к поваренной соли и извести. 1% раствор поваренной соли является ядом для яиц и личинок амфибий.

Высшая нервная деятельность находится у амфибий на низкой ступени развития. По строению мозга амфибии приближаются к рыбам. Полушария большого мозга у них хорошо выражены, но серое вещество коры мозга у них очень слабо развито. Черепных нервов у земноводных, как у рыб, 10 пар. Из органов чувств у земноводных лучше всего развиты глаза. Уши у амфибий устроены различно. У хвостатых имеется только лабиринт без среднего уха; у бесхвостых появляется также среднее ухо с слуховой косточкой и барабанной перепонкой, расположенной на самой поверхности головы.

Лабораторная характеристика амфибий. Разведение лягушек, тритонов и аксолотлей широко привилось в вивариумах биологических, физиологических и патфизиологических лабораторий. Применение этих амфибий в лабораторной практике объясняется целым рядом их достоинств. Во-первых, они очень доступны. Лягушки и тритоны, например, встречаются в большом количестве почти по всей территории СССР. Их можно заготовить в любом количестве с осени и по мере надобности использовать в течение всего учебного года. Уход за амфибиями не сложен, отнимает мало времени и не

требует больших расходов. Запас лягушек содержат в ящиках с наклонным дном и деревянным настилом. Часть дна должна быть свободна от воды, чтобы лягушки имели возможность выходить из воды на сушу. Лягушки содержатся зимой без всякой пищи.

Лабораторные амфибии, главным образом, лягушки, дают замечательный материал для большого числа опытов по физиологии общей биологии, фармакологии, токсикологии, экспериментальной зоологии. Некоторые из этих опытов, хорошо проверенные и разработанные, широко используются в преподавании в высшей и даже средней школе. Сюда относятся опыты на лягушке по физиологии сердца и нервно-мышечного аппарата. Еще Спалланцани экспериментально изучал у тритона явления регенерации. Яйца и личинки лягушки и тритона широко используются при изучении эмбриогенеза. Гексли и Бэр построили свой учебник по экспериментальной эмбриологии исключительно на опытах с лабораторными амфибиями. „Анализ процесса развития удобнее дать на конкретных примерах, и для этой цели амфибии будут наиболее подходящим материалом, т. к. здесь проделан наиболее полный анализ сравнительно с другими группами“, — говорят они. На амфибиях изучаются вопросы развития пола, окраски и т. п. Изучение неотении проводится исключительно на тритонах и, главным образом, аксолотлях. В гистологии лабораторные амфибии используются для приготовления гистологических препаратов из разных тканей и органов для преподавательских задач. В патологии на амфибиях удобно изучать явления воспаления.

Изучение носа у амфибий сыграло определенную роль в развитии учения о строении обонятельного эпителия у человека. Eckhardt впервые у лягушки, еще до применения окраски по Golgi и метиленовой синькой, доказал, что эпителий обонятельной области состоит из клеток двух родов (чувствительных и опорных) и что одни из них (чувствительные) представляют собой непосредственные окончания обонятельного нерва. Последующие исследования Ecker's, Schulze, Kolmer'a и друг. подтвердили подобное строение обонятельного эпителия у всех позвоночных животных, включая человека. Мы уже привели ряд опытов относительно обоняния у тритона и лягушек. Большой интерес для нас имеет описанное Иорданом у лягушки дыхание в две фазы. Большое значение амфибии должны иметь в развитии пока еще слабо разработанной экспериментальной морфологии и эмбриологии носа. Вопросы механики развития носа, регенерации удобнее всего изучать на амфибиях. В этом отношении сделано очень мало.

Анатомия и гистология носа у лабораторных амфибий.

Литературные данные: Для всех амфибий характерно наличие первичных хоан, в виду этого нос находится у них в особенно тесной связи со ртом. У низших форм амфибий (*Proteus*, *Necturus*) нос представляет собою, как у двоякодышащих рыб, парный канал, выстланный слизистой с обонятельным эпителием на медиальной поверхности. Передний конец канала (вход в нос, т.н. ноздри) расположен сверху и несколько сбоку переднего отдела головы. Наружная кожа несколько загибается в канал, выстилая часть преддверия носа. Задний конец канала (первичная хоана) открывается на своде полости рта. В слизистой носа у амфибий имеются железы. У более высоких форм хвостатых амфибий, а особенно у бесхвостых, внутреннее строение носа значительно усложняется. В стенке носового канала появляются вместо узких борозд глубокие ходы, которые могут отшнуровываться, образуя вместе с носом общую систему сообщающихся между собою полостей. У более высоких форм амфибий появляется также слезно-носовой ход. Вопп (8) первый описал слезно-носовые каналы у амфибий. Watanabe (21) провел большую работу по исследованию слезно-носового канала у японских хвостатых и бесхвостых амфибий, пользуясь реконструкцией канала по Peter-Vogel'у. Автор приходит к выводам: 1. Слезно-носовой канал, как правило, отсутствует у низших хвостатых. 2. В условиях водной жизни этот канал не нужен. 3. Впервые он появляется у саламандровых (тритоны, аксолотль). 4. Эмбриологически слезно-носовой канал возникает в виде эпителиальной полоски. В отношении положения слезно-носового канала существует разница между хвостатыми и бесхвостыми. У первых канал идет по дорзальной стенке носа, у вторых — по латеральной, что более выгодно для оттока слезы.

К. Peter (114) считает медиальный угол нижнего носового хода у лягушки аналогом Якобсонова органа. Якобсонов орган уже намечается у некоторых хвостатых амфибий, у которых он имеет форму выстланного обонятельным эпителием желобка на внутренней поверхности нижнего отдела носа. Хорошо выражен Я. о., по словам К. Peter'a, у безногих амфибий, которые обладают высоко развитым обонянием.

У амфибий в носовой полости отличают обонятельную и дыхательную область.

В отношении онтогенетического развития носа у амфибий, Шимкевич (151) отмечает, что первичные хоаны образуются у амфибий через прорыв носовых мешков в

энтодермальную часть ротовой полости, в то время, как у амниот хоаны открываются в эктодермальный отдел рта. Процесс образования первичных хоан у амфибий напоминает отчасти прорыв энтодермальных мешков наружу и дало повод некоторым авторам рассматривать орган обоняния филогенетически, как пару предротовых жаберных щелей. Екшан, как мы видели, доказал экспериментально, что прободение хоан зависит от контакта между обонятельным мешком и энтодермальной крышей полости рта. К. Peter считает упомянутые особенности в развитии первичных хоан у амфибий вторичным явлением, связанным с тем, что личинки имеют на передней части головы присоски и процесс образования будущей носовой и ротовой полости до метаморфоза происходит не на поверхности, а в глубине под присоском.

Несколько слов о применяемой авторами иллюстрации носа у амфибий. К. Peter приводит два рисунка носа у амфибий. Один из них, взятый у Бючли, показывает схематически носовой канал у *Necturus*. Второй рисунок представляет собой искусственную комбинацию нескольких фронтальных срезов по Гаурр'у. Как легко увидеть из нашей таблицы, срезы эти относятся только к переднему отделу носа и не дают, следовательно, правильного представления о строении носа у лягушки в целом. Не лучше обстоит дело с иллюстрацией носа у амфибий в ряде других руководств по сравнительной анатомии. Только у Гегенбауг'а (45) мы встречаем таблицу из 4-х последовательных срезов через нос у *Rana temporaria*. Здесь мы имеем слабую попытку дать цельное представление о носу у травяной лягушки с помощью фронтальных срезов. Так как срезы эти выбраны случайно и приводятся без указания опознавательных пунктов, они не могут быть использованы для топографических задач. Кроме того, как увидим, для правильного представления о взаимоотношениях в носу у лягушки необходимо поперечные срезы дополнить сагиттальными.

Даже в монографиях и пособиях, посвященных специально амфибиям, носу отводится чрезвычайно мало места (Ср. Гаурр, Макушок, Никольский, Беркос и др.) В последние годы опубликован ряд работ (Wagner (16), Ramaswami (119), Thrane (133), Villiers (34), Watanabe (21), Vos (137), посвященных исключительно носу, и даже отдельным деталям носа у некоторых форм амфибий. Несмотря на широкое применение метода реконструкции, иллюстрация в этих работах получается недостаточно наглядной. В своих пластинчатых моделях авторы эти восстанавливают в увеличенном виде форму полостей и ходов носа. Такие реконструкции аналогичны

моделям, отлитым из Вудовского металла. Мы уже указали, что такая модель не дает понятия о строении сложных носовых стенок, т. к. относится к ним, как матрица к патрице. Наглядность уменьшается еще от того, что нам приходится пользоваться только рисунками или фотоснимками с этих моделей. Упомянутые авторы подходят к вопросу исключительно с точки зрения сравнительной анатомии, не ставя себе, как мы это делаем, задачу изучения носа у амфибий, как у лабораторного объекта.

Н а ш и д а н н ы е :

Топографические основы изучения носа у амфибий. Сущность и значение этого метода изложены выше. Здесь мы рассмотрим его только в применении к лабораторным амфибиям. Из головок, наиболее часто применяемых в лабораторной практике амфибий (лягушка, тритон, аксолотль), после удаления нижней челюсти и задней части головки, приблизительно, до середины орбит, — готовилась серия фронтальных (перпендикулярных к небу) гистологических срезов. При изучении серии срезы группировались по легко различимым макроскопически опознавательным признакам, взятым, главным образом, на небе. Если сравнить небо у взятых нами трех форм амфибий (табл. I, II и III), мы увидим, что при всех различиях оно построено по одному плану: по краю расположено преддверие рта; собственное небо удобно разделить на две части, границей между которыми служит прямая F_2F_2 проходящая через передний край хоан. Так как появление хоан на фронтальных срезах легко обнаруживается макроскопически (см. табл. I, II и III, обл. III, рис. I, ch), мы распределили препараты в первую очередь на две части, расположенные спереди и сзади от линии F_2F_2 . Первую часть мы дополнительно разделили на четыре группы, вторую часть — на две группы по определенным опознавательным пунктам. В общем получалось шесть групп препаратов от каждой формы. Выбрав в каждой из этих групп по одному типичному препарату, мы составили таблицы I, II, III.

Рисунки с отобранных для таблиц препаратов готовились следующим образом: к проекционному фонарю приспособлялся объект от фотоаппарата. Это давало возможность на очень близком расстоянии получать увеличение в 10—15 раз. Получив проекцию препарата на бумаге, помещенной на стене, мы обводили его общий контур, контуры стенок полостей; не интересующие нас элементы на рисунке затушевывались, что увеличивало четкость оставшихся деталей.

Анатомия и гистология носа у лабораторных амфибий. Полученные таблицы служат очень удобной основой для словесного описания анатомии и гистологии носа. Мы будем касаться здесь только наружной (обращенной в полость) формы стенок и покровного эпителия.

Лягушка (*Rana temporaria*). Табл. I.

Нос лягушки оказался очень сложным и своеобразным по своему строению. Для того, чтобы разобраться в нем, пришлось дополнительно приготовить серию сагиттальных срезов.

Рис 1., обл. 1 относится к самому переднему отделу головки (на рис. 3 сагиттальных срезов, отдел этот проектируется кпереди от линии А). На фронтальных срезах этого отдела видны железы, кости (затушеванные на рисунке), хрящи (пунктирные участки), а кзади появляется преддверие рта (v. o.).

С появлением на фронтальных срезах сначала нижнего (J) и верхнего (S) носового хода, а затем преддверия носа (v. п.) начинается вторая группа препаратов, которая представлена в таблице фронтальных срезов рисунком № 2, обл. I. На рисунке 3 сагиттальных срезов отдел этот расположен между линиями А и А¹ и включает в себя в нижнем отделе преддверие рта (v. o.). Задний срез этого отдела проходит у заднего края входа в нос, по задней границе верхнего носового хода преддверия рта (см. А¹ и А¹—сагит. срезы, рис 3). В этом отделе преддверие носа, нижний и верхний носовые ходы представляются изолированными друг от друга (рис. 2, обл. I.). Правильные взаимоотношения между ними и основной полостью носа N выясняются только на сагиттальных срезах. Нижний и верхний носовой ход кпереди и кнутри кончается слепо, причем кнутри (по направлению к перегородке носа) оба хода сливаются в один общий (сагит. срезы, рис. 4, S + J). Кпереди нижний носовой ход узким перешейком непосредственно переходит в основную носовую полость N, верхний ход открывается в преддверие носа (рис. 3, сагит. срезы).

Рис. 1 (обл. II) фронтальных срезов относится к группе препаратов, расположенных кзади от линии А¹ А¹; на нем видно, что преддверие носа на определенном участке непосредственно сообщается с нижним носовым ходом. Итак, существуют два пути, сообщающие преддверие носа с нижним носовым ходом: один из них идет через верхний (S) в общий (S + J) носовой ход, а отсюда в нижний (J) носовой ход; другой путь соединяет преддверие носа и ход J непосредственно.

Рис. 2, обл. II представляет основную носовую полость в поперечном разрезе кпереди от хоан. Гребешком, исходящим из верхне-латеральной стенки, полость делится на верхне-медиальный (N) и ниже-латеральный (J) отдел. С появлением хоан (рис. 1, обл. III) разграничение этих 2 отделов выступает еще резче, причем отдел J принимает форму желобка. Когда хоаны замыкаются (рис. 2, обл. III), отдел N отграничивается от рта, в то время, как широко с ним сообщается.

Сравнительное изучение поперечных и сагиттальных срезов показывает, что нижний носовой ход непосредственно продолжается в отдел J.

Таким образом, нос у лягушки представляет собой сложную систему ходов и полостей, сообщающихся между собой по двум направлениям. Например, воздух, проникший через ноздрю в преддверие носа, может направиться в полость N к хоанам двумя путями.

Первый путь идет из преддверия носа, через ход в задней стенке преддверия в полость N к хоанам; путь этот легко представить по сагиттальным рисункам № 2 и 3. Второй путь направляется из преддверия носа через верхний в нижний носовой ход, сообщающийся, как мы уже указали, с основной носовой полостью (сагитт. срезы, рис. 3). На основании описанных анатомических взаимоотношений можно также предположить, что у лягушки вдыхаемый в нос воздух, описав круг в носу, не достигнув рта, обратно выдыхается. Не может ли лягушка использовать, таким образом, в известные моменты нос исключительно для обоняния воздуха? Возможно, что по одному пути воздух вдыхается, а по другому--выдыхается.

Несмотря на просмотренную нами большую литературу, мы не встретили работ, в которых были бы правильно освещены взаимоотношения ходов в носу у лягушки. Это становится возможным только, благодаря топографическому методу.

Гистология слизистой носа у лягушки.

Преддверие носа (см. табл. I, фронт. срезы, рис. 2, обл. I). Во входе в преддверие эпителий многослойный плоский, являющийся продолжением эпителия наружных покровов с тем только отличием, что при загибе внутрь, в нос, число слоев эпителия уменьшается. На задней стенке—МсПЭ через ход, сообщающий преддверие с основной полостью носа, перекидывается на переднюю и отчасти верхне-переднюю стенку полости. На передней стенке преддверия МсПЭ переходит в МрМЦЭ. На медиальной и

вентральной стенках преддверия преобладает обонятельный эпителий *). Таким образом, у лягушки уже в преддверии встречаются все виды покровного эпителия в носу.

Верхний (S) и нижний (J) носовой ход (табл. I, фронт. срезы, рис. 2, обл. 1; сагит. срезы: рис. 4, 3, 2) выстланы в основном МрМЦЭ. Обонятельный эпителий сосредоточивается здесь в медиально-верхнем отделе ходов. Медиальный угол (S+J) (сагит. срезы, рис. 4), в который сливаются вместе верхний и нижний ход, на всем протяжении, за исключением заднего угла, выстлан обонятельным эпителием. Многие авторы (Gaupp, Peter) считают общий медиальный угол носовых ходов гомологом Якобсонова органа.

Основная полость N (табл. I, сагит. срезы, рис. 4, 3, 2; фронт. срезы рис. 2, обл. II) выстлана МрМЦЭ и обонятельным эпителием. Последний локализуется, главным образом, на верхней и нижней стенках.

Туп. ргоргіа (t. p.) в слизистой носа у лягушки под обонятельным эпителием не везде одинаково построена. На вентральной стенке полости N в среднем отделе на месте возвышения она состоит из очень рыхлого ретикулярного синтиция с большим количеством желез и выводных протоков. По краям возвышения на вентральной стенке t. p. тоньше, беднее железами и состоит из очень тонкого слоя коллагенных волокон и плотной не оформленной соединительной ткани, которая переходит непосредственно без подслизистой в перихондр подлежащего хряща. В слизистой оболочке заднего отдела пол. N, покрытой МрМЦЭ, под рыхлой с примесью ретикулиновых волокон t. p. отмечается также туп. submucosa, состоящая из очень рыхло расположенных ретикулиновых волокон и клеток с небольшой примесью коллагенных волокон. Повсюду в t. p. видны в большем или меньшем количестве кровеносные сосуды и нервные стволы в поперечном и продольном разрезе.

Тритон (*Molge vulgaris*). Табл. II.

Носовая полость тритона представляет собою сплюснутый в верхне-нижнем направлении парный канал с сравнительно простым строением. Вход в носовые каналы располагается сбоку на передней поверхности головы; выходы открываются в рот в виде первичных хоан.

Рис. 1, обл. 1, относится в серии к группе препаратов, расположенных между передним краем головы и задним краем входа в нос. МСПЭ наружных покровов при пере-

*) Обонятельный эпителий определялся нами при обычных методах окраски, без применения специальных способов импрегации серебром.

ходе в ноздрию и здесь, как у лягушки, теряет несколько слоев, превращаясь в плоский двухслойный эпителий. Последний очень скоро замещается обонятельным эпителием. Переход от плоского двухслойного к обонятельному эпителию составляет в плоскости рисунка незначительный участок, покрытый мерцательным низко-цилиндрическим многорядным с бокальчатыми клетками эпителием. Почти на границе между вентральной и медиальной частью стенки, среди обонятельного эпителия виден соединительнотканый сосочек, поднимающийся над поверхностью и покрытый небольшим количеством мерцательных клеток, сидящих наподобие букета на верхушке сосочка.

Рис. 2, обл. 1, представляет собой типичный препарат для группы срезов, идущих кзади от заднего края ноздри до места, где происходит отшнурование латерального угла носовой полости в канал *d* (см. рис. 1, обл. 2). В этом отделе все стенки полости, за исключением небольшого дорзо-латерального участка, покрыты обонятельным эпителием, который особенно типичен на нижней стенке. Для этого отдела также характерны упомянутого типа соединительнотканые сосочки, покрытые мерцательным эпителием и возвышающиеся над общим уровнем обонятельного эпителия. На вентральной стенке сосочки эти особенно хорошо выражены и располагаются, приблизительно, на равном расстоянии друг от друга. В дорзо-латеральной части носовой полости имеется незначительный участок, выстланный мерцательным цилиндрическим и даже многослойным плоским эпителием. Однако, в самом крайнем латеральном углу *d* покровный эпителий—обонятельный.

Препараты, в которых канал *d* является отграниченным от носовой полости, выделены в особую группу, которая в таблице представлена рис. 1, обл. 2. Картина и распределение покровного эпителия в этом отделе не отличается от предыдущего. В канале *d*, который многие авторы считают гомологом Якобсонова органа, эпителий—обонятельный.

Отдел носа, представленный на рис. 2. обл. II, сильно напоминает второй отдел первой области, т. к. канал *d* снова сообщился с носовой полостью. Сходной является также картина покровного эпителия. Имеется различие в величине пластинок хрящевой капсулы носа и в объеме полости (на таблице ясно видно, что по мере продвижения назад носовой ход все более расширяется).

С появлением хоан начинается новая группа препаратов—отдел 1, области III (табл. II, рис. 1, обл. III). Дорзальный угол носовой полости выстлан обонятельным эпителием, который по направлению к медиальному краю хоан переходит сначала в многослойный низкий кубический, а

затем в более высокий цилиндрический эпителий со слизистыми клетками. В нижнем углу, расположенном латерально от хоан, эпителий многослойный низкий цилиндрический мерцательный; здесь встречается небольшой участок обонятельного эпителия. По латеральному краю хоан эпителий низкий цилиндрический мерцательный, который постепенно по направлению ко рту переходит в МСПЭ щеки.

В отделе 2., обл. III (рис. 2, обл. III), расположенном кзади от заднего края хоан, от носовой полости остался только небольшой угол в латеральной части неба. В этом углу эпителий мерцательный цилиндрический, в то время, как средний отдел неба покрыт своеобразным многослойным куб. эпителием, в толще которого отмечаются слистистые клетки.

Тunica propria слизистой носа у тритона почти отсутствует под плоским двухслойным эпителием и в канале *d*, где эпителий лежит как бы на надхрящнице подлежащего здесь хряща. Под обонятельным эпителием, как правило, *t. p.* сильно утолщен и содержит большое количество фибробластов с большим количеством межклеточного основного вещества. Заложенные в *t. p.* кровеносные капилляры своими петлями лежат непосредственно под обонятельным эпителием, местами как-бы даже вдаваясь в него. В *t. p.* встречаются отдельные трубочки желез серозного типа с крупной зернистостью в протоплазме с выводными протоками, открывающимися на поверхности обонятельного эпителия.

Аксолотль. Табл. III.

Между носовой полостью тритона и аксолотля имеется много сходного. Поэтому деление на области и отделы возможно у них по одним и тем же опознавательным признакам. Несмотря на сходные черты, в таблицах ясно выражена типичность строения носа у каждого из двух взятых нами видов хвостатых амфибий. Особенно бросается в глаза разница в строении хрящевой капсулы и конфигурации полостей. У аксолотля основная часть капсулы располагается между правой и левой половиной носа в виде массивной хрящевой перегородки, от которой отходят отростки—пластинки, охватывающие носовые полости, главным образом, сверху. У тритона хрящевая капсула носит пластинчатый характер; между носовыми полостями расположены две небольшие вогнутые пластинки, прилежащие к медиальным стенкам полости носа. По строению хряща аксолотль подходит ближе к лягушке, нежели к тритону. Так как форма хряща оказывается очень типичной у амфибий и хорошо используется при

топографическом и сравнительном изучении у них носа, мы всегда сохраняли ее на наших рисунках.

Вход в нос на рис. 1, обл. I, выстлан тем же цилиндрическим многорядным эпителием, что и наружные покровы в этой области, но с меньшим количеством рядов.

На рис. 2, обл. I, вся носовая полость, за исключением латерального угла, выстлана обонятельным эпителием, среди которого поднимаются три-четыре соединительнотканых сосочка, покрытых веерообразно расположенными мерцательными клетками. В латеральном углу стенки покрыты многорядным мерцательным эпителием, который по краям резко переходит в обонятельный.

Как у тритона, характерным для препаратов отдела 1, II области, в носу у аксолотля является отшнурование латерального угла в виде канала d, выстланного обонятельным эпителием (рис. I, обл. II). Характер и распределение эпителия в этом отделе не отличается от предыдущего.

В отделе 2, обл. III, многорядный мерцательный и обонятельный эпителий чередуются таким образом, что первый вид располагается на выпячиваниях стенки, второй — в углублениях.

Отдел 1, области III, характеризуется так же, как у тритона, появлением хоан. Картина эпителия та же, что в предыдущем отделе; только на месте перехода слизистой носа в рот эпителиальный слой становится ниже и непосредственно переходит в эпителий полости рта.

Тunica propria в первом отделе, обл. I, представляет собой плотную соединительнотканную пластинку, которая резко ограничивает эпителиальный слой от подлежащей рыхлой соединительной ткани с большим количеством однородного вещества. В т. р. отмечаются рыхло расположенные коллагенные волокна, незначительное количество фибробластов и пигментных клеток.

Описанная соединительнотканная пластинка отсутствует во всех последующих отделах. Т. р. на медиальной стенке очень рыхла, состоит из ретикулярной ткани с небольшой примесью коллагенных волокон; здесь отмечается большое количество межклеточного основного вещества и немного соединительнотканых клеточных элементов. В т. р. встречаются отдельные железистые трубки, нервные стволы и сеть кровеносных капилляров.

Г л а в а VI.

НОС И ПРИДАТОЧНЫЕ ПОЛОСТИ У ЛАБОРАТОРНЫХ ПТИЦ.

(Курица и голубь).

Общая краткая характеристика класса птиц. По своей организации птицы стоят между рептилиями и млекопитающими, ближе к первым, чем ко вторым. Как у рептилий, кожа у птиц бедна железами (молочные железы вовсе отсутствуют), череп сочленяется с позвоночником непарным бугорком, нижняя челюсть соединяется с черепом посредством квадратной кости; имеется клоака. С млекопитающими птицу роднит, главным образом, теплокровность и четырехкамерное сердце. Своеобразно у птиц наличие покрывающих тело перьев и преращение передних конечностей в крылья. Отсутствие зубов (следовательно, большой челюсти и мощных жевательных мышц) влияет на форму, вес и объем головы у птиц.

Особенный интерес для нас представляет устройство органов дыхания у птиц. Трахея сравнительно очень длинная. Характерно наличие двух гортаней: верхняя (*Larynx*), как у рептилий, лишена надгортанника; нижняя (*Syrinx*) располагается на месте разветвления трахеи на два бронха. Голосовым аппаратом служит только нижняя гортань (голосовые связки имеются в *Syrinx*, отсутствуют в *Larynx*). Легкие у птиц по своему строению сильно отличаются по сравнению с рептилиями и млекопитающими. Альвеолы в легких у птиц отсутствуют, — их заменяют т.-н. воздушные капилляры. Справа и слева бронхи первого порядка продолжают заднего края легкого, ответвляясь по пути 16—18 вторичных бронхов, одна часть которых направляется к брюшной, другая — к спинной поверхности легкого. От брюшных и спинных вторичных бронхов отходят анастомозирующие между собой ветви. Бронхи первого и второго порядка, достигнув поверхности легких, образуют здесь т.-н. легочные (воздушные) мешки, которые, как увидим, могут продолжаться далеко за пределы легких. От вторичных бронхов отходят т.-н. легочные

дудочки (parabronchia). От каждой дудочки радиально отходят бронхиолы, которые, разветвляясь, переходят в упомянутые воздушные капилляры, последние оплетаются кровеносными сосудами, приносящими сюда венозную кровь для окисления.

Интересно, что легочные мешки, образуемые бронхами первого и второго порядка, могут проникать в костные полости, в межмышечные пространства и т. д. У голубиных, например, легочные мешки располагаются следующим образом: от передней части легких отходит т.-н. перитрахеальный мешок, от которого берет начало пара шейных мешков с отростками, проникающими в подмышечную область и плечевые кости; от задней части легких отходит пара больших брюшных мешков, вдающихся в таз. Если у птицы завязать трахею и дать доступ воздуху, например, через обломанный конец плечевой кости, подопытное животное может дышать достаточно долго через систему легочных мешков.

До сих пор не разрешен вполне вопрос о функции легочных мешков. Дыхательная функция отрицается на основании того, что в стенках мешков нет капиллярной сети. Виктор в доказал, что легочные мешки у голубя не имеют значения для облегчения его веса во время полета. Он указывает на аэродинамическую роль легочных мешков, т. к., регулируя содержащийся в них воздух, птица может перемещать центр тяжести своего тела. Легочные мешки безусловно играют роль в вентиляции легких во время полета. Когда птица находится в спокойном положении, дыхательные ее движения заключаются, как у млекопитающих, в периодическом сжатии и растяжении грудной клетки в связи с работой реберной мускулатуры. Изменение объема грудной полости влечет за собой вентиляцию легких, вследствие сжатия и растяжения легких вместе с легочными мешками и вследствие носового дыхания. При полете же у птиц работа реберной мускулатуры, следовательно, дыхательные движения ребр, прекращаются, т. к. грудная клетка, являясь опорой для крыльев, находится в напряженном состоянии. Зато при полете происходит растяжение и сжатие мышечных и легочных мешков вследствие поднятия и опускания крыла, — это обуславливает присасывание воздуха через легкие в нос. Чем энергичнее птица работает крыльями, тем лучше вентилируются у нее легкие во время полета. Высказывалось предположение, что легочные мешки имеют значение для испарения, т. к. кожное испарение у птиц очень слабо. Отростки воздушных мешков, расположенные между мышцами, могут ослаблять их трение во время работы. Окружая сердце, легкие, кишечник слоем воздуха, легоч-

ные мешки, повидимому, помогают сохранению тепла. Т. к. главная масса остаточного воздуха находится у птицы в воздушных мешках, вентиляция, как думает Шмальгаузен, происходит в легких у птиц более совершенным образом, чем у других позвоночных. Птицы обладают постоянной температурой тела, превышающей температуру млекопитающих. Интересно отметить чувствительность птиц к недостатку кислорода; у утки, напр., уже при 18% кислорода в воздухе начинается небольшая одышка.

В частности о курице и голубе отметим следующее: куры (*Galli*) и голуби (*Columbae*) представляют собой два отряда группы куроподобных птиц, характеризующейся шизогнатическим (расщепленным) небом.

Куры относятся к наземным птицам, отличаются коротким слегка изогнутым клювом и сильными ногами. Домашняя курица относится к семейству фазановых из отряда кур. Диким предком ее считается банкивская курица (*Gallus bankiva*) из Индии.

Домашний голубь принадлежит к семейству настоящих голубей, насчитывающих свыше 200 видов. Это, главным образом, древесные, хорошо летающие птицы, большей частью небольших размеров. Родоначальником домашнего голубя считается *Columba livia* L. из Южной Азии.

Лабораторная характеристика домашней курицы и голубя.

Так как курица чрезвычайно широко культивируется в хозяйстве, обычно нет надобности специально разводить ее в лаборатории. Большую роль сыграла курица, как лабораторный объект в эмбриологии. «Развитие цыпленка издавна привлекало всеобщее внимание, благодаря легкости, с которой можно доставать зародышей любого возраста, и краткости того периода, в течение которого совершается развитие. Почти все более ранние исследования по развитию животных произведены над цыпленком, и именно к цыпленку относятся важные эмбриологические споры и разногласия. И в наши дни цыпленок оказывается наиболее пригодным для лабораторных целей, так что именно на этом материале, начинающий берет обыкновенно первые уроки практической эмбриологии» (Маршалл). По этим же причинам цыпленок получил широкое применение в экспериментальной эмбриологии, в опытах по динамике развития и в генетике. Цыплята в стадии зародышей являются излюбленным объектом для культуры тканей. Куры получили применение в бактериологии и паразитологии в связи с изучением сибирской язвы (ку-

рица не восприимчива к этому заболеванию), птичьей малярии, спирохетоза и т. д. Жуков сделал попытку привить склерому петуху на гребне. Suzuki изучал влияние кастрации на нос петухов.

Голубь применяется в качестве экспериментального животного в токсикологии, в учении об ОВ, при изучении витаминов. Дарвин использовал голубя для изучения вопроса о происхождении видов. «Будучи убежден, что всякий вопрос всего лучше можно изучить на какойнибудь специальной группе, я после продолжительного обсуждения дела остановился на домашних голубях», — говорит он. Ряд авторов изучал на голубях физиологию вестибулярного аппарата.

Анатомия и гистология носа у лабораторных птиц.

Литературные данные. Hadow (37) сделал обзор старой литературы о носе птиц. K. Peter отводит этому вопросу несколько строчек. Строение носа у птиц по сравнению с рептилиями усложняется. На латеральной стенке носа у птиц имеются три раковины. Система параназальных полостей носа хорошо развита. У цыплят можно найти остатки Якобсонова органа, но у взрослых птиц его нет. Небо сохраняет в значительной степени первичный характер, т. к. складки вторичного неба не вполне развиты; хоаны являются первичными.

K. Peter приводит два схематических рисунка носа у птиц: один из них, взятый у Бючли, представляет латеральную стенку носа у фазана; другой — фронтальный разрез носа у курицы, без указания места, откуда он взят (судя по нашей таблице фронтальных срезов носа у курицы, срез этот относится к области III, отделу 3, табл. IV). Во многих руководствах по сравнительной анатомии птицы в отношении органа обоняния объединяются с рептилиями в одну группу *Sauropsida*. Это свидетельствует о скудности материала по морфологии носа у этих двух классов позвоночных.

Ischiaga (70) по предложению и под руководством W. Kolmer'a провел работу, специально посвященную носу птиц. Автор этот исследовал нос у 30 видов птиц, среди них у дом. курицы и голубя. Работа иллюстрирована только 5-ю микрофотограммами. Путем тщательных гистологических исследований Ischiaga пытается разрешить противоречие, почему большинством исследователей у птиц отрицается обоняние, в то время, как нос у них производит впечатление вполне дееспособного органа. Он приходит к выводу, что носовая полость у исследованных им видов птиц представляет собой, главным образом, респираторную полость.

раторный орган. Преддверие носа у птиц выстлано МСПЭ, на поверхности которого имеются возвышения в виде сосочков; отмечается склонность эпителия в преддверии к слущиванию, часто большими лоскутами, в нормальных условиях. В преддверии носа слизистых желез нет; также в респираторной области секреция слизистой кажется незначительной. У многих птиц в респираторной области встречается венозное кавернозное тело, служащее, как предполагает автор, для регулирования струи вдыхаемого воздуха.

В слизистой обонятельной области у птиц кровеносная капиллярная сеть менее развита, чем у млекопитающих и рыб. Баумановы железы у некоторых видов птиц сравнительно хорошо выражены, у других—редуцированы и даже совсем отсутствуют. По ходу разветвления *N. trigemini* в слизистой носа у птиц расположены многочисленные биполярные ганглиозные клетки. Рубашкин и у эмбрионов курицы подтвердил наличие нервных окончаний *n. trigemini* в обонятельной области. Слизистая у многих видов птиц во всех отделах носа, кроме преддверия, богато снабжается кровью.

В частности, относительно носа курицы и голубя в работе Ischiaga приводятся следующие данные. В респираторной области у курицы слизистая оказывается повсюду равномерно утолщенной, вследствие сильной круглоклеточной инфильтрации в *lun. submucosa*. На ряду с этим в слизистой встречаются отдельные лимфатические узлы. В общем слизистая носа в этой области в поперечном разрезе напоминает слизистую в червеобразном отростке кролика. Автор считает отмеченную им инфильтрацию по ряду признаков физиологическим явлением. Узкие ходы в преддверии носа выстланы высоким призматическим эпителием. Вершины призматических клеток кажутся более светлыми, слегка пузыревидно выпячиваются, напоминая эпителий в матке.—Орган обоняния у голубя является среди птиц наиболее изученным. Автор ссылается по этому вопросу на монографию Krause (подробнее источник не указывается). Иннервацию носа у голубя тщательно исследовал Locatelli (95). В преддверии носа у голубя автор находит многослойный плоский эпителий. Слущивание незначительное. Верхние 5—6 слоев слегка ороговевают. В последней (расположенной ближе к клюву) части респираторной области имеется на перегородке поперечный валик, который содержит значительных размеров кавернозное тело с широкими венозными пазухами. В каудальной части *reg. respirat.* отмечается МрМЦЭ и бутылкообразные слизистые железы. Там, где респираторная область переходит в обонятельную, слизистые железы внезапно исчезают и заменя-

ются типичными Баумановыми железами. Обонятельная область имеет толщину в 90 микронов, ядра опорных клеток лежат на глубине 20—30 микр. от поверхности эпителия. Именно у голубя удается специальным методом особенно ясно выявить чрезвычайно нежные симпатические волокна, оплетающие кровеносные сосуды в слизистой носа. Методом Bielschowsky можно у голубя увидеть на обонятельных клетках волоски длиной до 25 микронов. У голубя доказано наличие ганглиозных клеток по ходу обонятельных волокон.

Ischiara не находит у птиц самостоятельного *N. terminalis*, как и следов Якобсонова органа. Шимкевич (151) считает, что у черепах, крокодилов и птиц „Якобсонов орган имеется лишь в эмбриональном состоянии в виде желобка у нижнего края срединной стенки носовой полости“. У Шмальгаузена, Кашкарова и Станчинского тоже приводится взгляд, что у птиц „Якобсонов орган редуцирован и намечается только у зародышей. Plate объясняет отсутствие Якобсонова органа у птиц тем, что они проглатывают пищу целиком. О роли обоняния в поведении птиц см. гл. 2.

Вопрос относительно обонятельной способности носа у птиц нельзя еще считать выясненным. Ischiara на основании того, что голуби отличают чистую воду от водного раствора аммония 1:4 только после введения этих жидкостей в рот, ставит вопрос о том, не служит ли нос птицам для обоняния запахов в самой глотке или в зобе. Zahn (142) первый предпринял систематическое исследование обонятельной способности у ряда птиц методом дрессировки. У голубя, между прочим, он не добился поучительных результатов; курица не была исследована. Утки среди 6 рядом стоящих ящиков находили тот, в котором корм имел определенный запах. Известен факт, что некоторые птицы меняют гнездо, если в их отсутствии человек коснулся лежащих там яиц. До сих пор остается загадкой, каким образом многие птицы правильно ориентируются в пространстве при дальних перелетах. Морфологически, как мы видели, обонятельная область в носу у многих птиц достаточно хорошо развита.

Н а ш и д а н н ы е.

Топографические основы изучения носа у курицы и голубя.

Из головы птицы, после удаления нижней челюсти и задней части черепа до орбит, готовилась серия перпендикулярных к небу поперечных срезов носа описанной в

IV главе методикой. Для распределения срезов по областям мы пользовались опознавательными пунктами, расположенными на небе и на латеральной стенке носовой полости (Табл. IV и V, рис. 1, 2). Небо у курицы и голубя пересекается, за исключением небольшого участка в переднем отделе, щелью в продольном направлении по средней линии. Препараты, расположенные от переднего края верхней челюсти до начала щели у курицы и голубя выделены в обл. I. Во всех препаратах этой области по средней линии неба виден гребешок Cg (см. табл. IV и V обл. I, фиг. 1, 2, 3). На латеральной стенке задней границей этой области является линия $F_1 F_1$. Вторая область простирается на латеральной стенке между линиями $F_1 F_1$ и $F_2 F_2$ проходящей у переднего края средней раковины; на небе область эта проецируется между линиями $F_1 F_1$ и $F_2 F_2$ (рис. 2, табл. IV и V). Для всей второй области характерно появление на месте гребешка Cg желобка (f), переходящего кзади в небную щель. Препараты кзади от линии $F_2 F_2$ отнесены к обл. III, отличительной чертой которой является наличие верхней раковины (с. п. s.). (У голубя небольшой участок верхней раковины попадает в обл. II). Каждая из областей делилась на три отдела, исходя из конфигурации раковин, расположения входа в нос и придаточных полостей. Составленные для курицы и голубя таблицы состоят каждая из 9 фигур, представляющих контуры препаратов, типичных для определенных отделов носа.

Анатомия и гистология носа у домашней курицы и голубя.

Пользуясь табл. IV и У, опишем анатомо-гистологическую картину носа с придаточными полостями у лабораторных птиц, касаясь, главным образом, формы стенок и гистологии выстилающей их слизистой. Уже при общем взгляде на табл. IV и V видно, что у курицы и голубя имеется хорошо развитая система носовых ходов и параназальных полостей. Картина сильно изменилась и усложнилась по сравнению с амфибиями. Перед нами в каждой таблице 9 своеобразных рисунков, показывающих большое разнообразие в форме и взаимоотношениях отдельных частей носа в передне-заднем направлении. Разобраться в таких сложных условиях возможно только путем топографического изучения носа.

Домашняя курица. Табл. IV, 9 фиг. 2 рис.

Обл. I (фиг. 1, 2, 3) относится исключительно к преддверию носа. Фиг. 1 этой области представляет собой на-

чальный отдел преддверия, расположенный впереди от раковин. Вход в нос (ш. п.) находится сбоку снизу.

На фиг. 2, обл. I, выявляется сложное оригинальное строение входа в нос, обусловленное имеющимися тут у курицы двумя раковинами. Одна из них, которую обозначим, как латеральную раковину преддверия (с. v. l.), исходит из нижней стенки и располагается ближе ко входу в нос; другая—медиальная раковина преддверия (с. v. m.)—связана с латеральной стенкой и лежит медиальной от первой. Раковины эти образуют в преддверии, как это видно на рисунке, три параллельных хода. Как показывают стрелки, вдыхаемый воздух последовательно поступает в первый, второй и третий ход. При осмотре латеральной стенки носовой полости (табл. IV, рис. 1) видна только с. v. m., прикрываемая полостью с. v. l. Вероятно поэтому авторы, изучавшие нос у курицы, указывали в преддверии только одну раковину. Нам неизвестны работы, в которых правильно было бы представлено строение и взаимоотношение раковин, прикрывающих вход в нос у курицы.

Кзади от ноздри начинается третий отдел первой области (фиг. 3, обл. 1). В то время, как с. v. m. в сравнении с фиг. 2 сохраняла свою форму и положение, с. v. l. срастается с латеральной стенкой, закрыв вход в нос. Под дном носовой полости показалась парная щель (s. m.). На таблице легко проследить, как эта щель, все увеличиваясь кзади, образует две полости (см. обл. II, фиг. 1, 2, s. m.). Начиная с фиг. 3, обл. II, полость s. m., сократившись в поперечном размере, располагается сбоку снизу от носовой полости. На фиг. 1, 2, 3, обл. III, полость s. m. в направлении назад неизменно увеличивается в нижне-верхнем размере. В своем заднем отделе эта полость имеет сообщение с носом и, повидимому, является гомологом Гайморовой полости у человека.

В начале обл. II. (табл. IV; фиг. 1, обл. II) резко изменились форма и положение с. v. m.. Показался передний конец ниже-носовой раковины (с. п. i.); по направлению кзади эта раковина, являющаяся, повидимому, гомологом нижней раковины человека, все сильнее загибается в поперечном разрезе (фиг. 2 и 3, обл. II). На небе по средней линии появился желобок f, который, все более углубляясь кзади, переходит в щель, сообщающую рот с носовой полостью (обл. II, фиг. 2, 3).

В следующем отделе этой области (обл. II, фиг. 2) медиальная раковина преддверия, срастаясь с перегородкой, отшнуровывает на дне носа широкий ход p. На фиг. 3 (обл. II) на месте хода p видна щель f, которая, конвергируя с такой же щелью противоположной стороны, открывается на небе.

В обл. III выше с. п. i. появляется выступ верхней раковины (с. н. s.), который кзади (фиг. 2 и 3) сильно пневматизируется. Характерным для этой области является также сообщение щелей f с носовой полостью ходами, образовавшимися с каждой стороны латерально от перегородки носа.

Гистология слизистой носа у курицы. В преддверии носа (обл. I, фиг. 1, 2, 3,) слизистая выстлана МСПЭ. Верхняя ороговелая поверхность эпителия неровная и состоит из расположенных в шахматном порядке одинаковой формы и величины ороговелых слизистых бугорков. Только в заднем отделе преддверия (фиг. 3) на своде носа появляется МрМЦЭ. Под МСПЭ в т. р. соединительнотканые сосочки отсутствуют; желез нет, кровеносных сосудов мало. На выпуклой, обращенной к перегородке, поверхности раковины преддверия (с. v. ш.) имеются утолщенные участки слизистой, содержащие в т. р. расширенные венозные сосуды наподобие кавернозной ткани. Под МрМЦЭ отмечается сплошной слой простых трубчатых слизистых желез, разделенных тонкими прослойками волокнистой соединительной ткани.

Обл. II. МСПЭ, как в преддверии, встречается в этой области только на слизистой перегородки носа в отделе 1, 2 в ходе р и в щелях f ближе к небу. Вся остальная слизистая носа в этой области покрыта МрМЦЭ. Т. р. под МрМЦЭ содержит сплошной слой простых трубчатых слизистых железок. Подслизистой на раковинах нет; на перегородке она ясно выражена.

На фиг. I, обл. II, виден вход в канал Ясобсонова органа. Последний хорошо выражен у домашней курицы; это находится в противоречии с литературными данными об отсутствии Я. о. у взрослых особей курицы (см. выше).

Обл. III. В этой области появляется обонятельный эпителий, который выстилает весь свод полости носа и переходит на верхнюю раковину во всех отделах. Под обонятельным эпителием в т. р. отмечаются серозные железы и много нервных стволиков. На определенных участках перегородки носа слизистая утолщается за счет увеличения в объеме т. р., в которой заложена здесь сеть мелких венозных сосудов. На свободном (нижнем) крае перегородки носа с обеих сторон имеется в т. р. венозное сплетение, напоминающее кавернозное тело; кроме того, здесь симметрично располагаются два лимфатических солитарных фолликула. В т. р. хорошо развита венозная сеть также на выпуклых, обращенных к перегородке, поверхностях раковин.

В в. ш. и полости с. п. s. эпителий мерцательный цилиндрический (местами—кубический).

Домашний голубь. Табл. V, 9 фиг., 2 рис.

Нос у голубя построен гораздо более просто, нежели у курицы: менее развита система раковин (следовательно, носовых ходов); меньше места занимают придаточные полости носа.

Преддверие носа (ч. п.) (обл. I, фиг. 1, 2, 3) представляет собой парный канал, в просвет которого вдается небольшая грибовидной формы раковина (с. п. i.). Раковина эта, располагаясь в отделе 1 на перегородке носа по направлению назад, сдвигается постепенно на нижнюю, а затем на латеральную стенку носа (обл. I, фиг. 2, 3; обл. II, фиг. 1, 2). Перегородка носа кзади становится ниже и короче. На небе по средней линии имеется гребешок, характерный для всех отделов этой области. Снаружи снизу виден вход в нос.

Обл. II. (фиг. 1, 2, 3). Вход в нос замкнулся. По средней линии неба появился желобок, который в задних отделах переходит в щель, сообщающую рот с носом. В этой области латеральный край выступа с. п. i. сросся с нижней стенкой, отшнуровав канал d. В отделе III на латеральной стенке появились два пластинчатых выступа. Верхний—представляет собой в разрезе верхнюю носовую раковину (с. п. s.), которая кзади (обл. III, фиг. 1, 2, 3) постепенно сдвигается книзу по латеральной стенке и в 3 отделе, обл. III, срастается с перегородкой носа. Вторым отросток—(pr), как это видно на фиг. III, подождая к выступу на латеральной стенке, ограничивает полость M, повидимому, гомолог Гайморовой полости.

Обл. III. Полость M встречается только в препаратах I отдела. В 3 отделе нос делится на два этажа вследствие того, что с.п.s. срастается с перегородкой носа. В затушеванных черным стенках носа имеется у голубя ряд полостей, образовавшихся в результате сильной пневматизации кости верхней челюсти. Полости эти не выстланы слизистой и не имеют отношения к носовой полости.

d, d₁, d₂—представляют собой на таблице, повидимому, поперечные разрезы очень сложно устроенного у голубя слезно-носового канала.

Гистология слизистой носа у голубя. В обл. I преобладает МсПЭ. МрМЦЭ появляется здесь только в отделе III на небольшом участке слизистой перегородки носа от корня с.п.i. до свода. На всем остальном протяжении слизистой покрыта МсПЭ. Эпителий наружных покровов, переходя в углубление ноздри, делается тоньше за счет уменьшения количества слоев. Ороговение поверхностных слоев эпителия носит бугорчатый характер и сильнее выражено в переднем отделе.

В обл. II по направлению кзади МсПЭ все более уступает место МрМЦЭ. В отделе I МсПЭ расположен на латеральной и отчасти нижней стенке, в отделе 2-ом — сохранился только в латеральном углу, а в отделе 3-м — повсюду виден только МрМЦЭ.

В обл. III впервые наряду с МрМЦЭ появляется обонятельный эпителий. Начинаясь в верхнем отделе перегородки носа, обонятельный эпителий переходит на свод и спускается отсюда по латеральной стенке на внутреннюю поверхность верхней носовой раковины, где резко оканчивается, не доходя до свободного края раковины. В 3-м отделе слизистая верхнего этажа носовой полости повсюду покрыта обонятельным эпителием.

Тип. *progrgia* под МсПЭ кутанного типа, местами содержит большое количество венозных сосудов наподобие пещеристой ткани.

Под МрМЦЭ в слизистой заложены в виде сплошного слоя простые трубчатые слизистые железы. Интересен резкий переход слизистой кутанного типа в железистый.

Г л а в а VII.

НОС И ПРИДАТОЧНЫЕ ПОЛОСТИ У ЛАБОРАТОРНЫХ ГРЫЗУНОВ

(у кроликов, морской свинки и белой мыши).

Общая краткая характеристика отряда грызунов.

Кролик, морская свинка и белая мышь относятся к одному и тому же отряду грызунов (Rodentia), который распадается на два подотряда: четырехрезцовых или зайцеобразных (кролики, зайцы) и двухрезцовых (белки, бобры, мыши, морские свинки и многие другие). Таким образом, среди лабораторных грызунов имеются представители обоих подотрядов. Грызуны охватывают около 3000 видов современных животных (более трети всех животных видов млекопитающих). В то же время грызуны составляют самый многочисленный отряд млекопитающих по количеству индивидуумов. Они встречаются и в тропиках и на крайнем севере, в пустынях, степях, тундрах, болотах, лесах. Несмотря на обилие видов и многочисленность, грызуны представляют собой хорошо очерченную группу животных, принадлежность к которой узнается без труда. Характерным для грызунов является в первую очередь строение резцов. У подотряда четырехрезцовых имеются на верхней челюсти две пары резцов, расположенных одна позади другой; на нижней челюсти два резца. У подотряда двухрезцовых верхней и нижней челюсти имеются по два резца. Резцы у грызунов сильно развиты, не имеют корней и растут в течение всей жизни, постоянно стираясь со стороны режущего края. Стирание происходит таким образом, что резцы заостряются в виде стамески (эмаль—наиболее твердая ткань зуба—покрывает резцы, главным образом, спереди, поэтому задняя поверхность зуба стирается больше передней, и резцовый край утончается). Незамкнутое основание зуба находится глубоко в челюсти над коренными зубами и связано с пульпой, в которой находится слой клеток, дающих рост резцам. Мощные, изогнутые резцы, одиноко стоящие впереди зубных рядов, резко отличаются грызунов от других животных. Между резцами и коренными зубами у грызунов имеется свободный промежуток—диастема; клыков

нет. Межчелюстная кость у грызунов сильно удлинена, соответственно этому увеличивается область носовых полостей.

Кролик (*Lepus cuniculus*). Надо отличать домашнего кролика от дикого. Дарвин приводит следующее наблюдение: В 1480 году на одном корабле во время путешествия крольчиха родила детенышей, все они были выпущены на остров Порто-Санто, там размножились и одичали. Дарвин в XIX в. исследовал этих одичавших кроликов и нашел, что и по форме скелета, и по величине тела, и по окраске, не говоря уже о крайне диком нраве, эти кролики настолько резко отличались от домашних, что если не знать их истории, можно было бы легко принять их за особый вид. От зайцев кролики отличаются более короткими задними конечностями и тем, что живут в земляных норах, следовательно, относятся к роющим формам млекопитающих. Роющий образ жизни отразился, между прочим, на форме черепа у кролика, по сравнению с зайцем, от которого он несомненно произошел. Череп кролика более сжат с боков; соответственно этому сжаты орбиты и носовая область. В общем череп кролика в сравнении с черепом зайца более узкий, плотный и прочный, приспособленный для того, чтобы рыть и проникать в нору. Сильные челюсти и губы служат кролику опять-таки для рытья в земле, перегрызания корней. Роющий образ жизни в той или иной степени отражается также на строении конечностей, позвоночника, органов чувств, окраски животного.

Морская свинка (*Cavia Cobia*) ввезена в Европу из Америки в XVI веке, относится к группе дикообразных полукопытных, у которых намечается приспособление к быстрому бегу подобно копытным животным.

Белая мышь представляет собой альбинистическую мутацию домашней мыши (*Mus Musculus* L.), относящейся к роду *Mus*. Род *Erimus* (крысы) и род *Mus* (мыши) составляют подсемейство *Murinae* семейства *Muridae* отряда грызунов. Одной из особенностей рода мышей являются небные складки, имеющие, кроме одной или двух передних, разрез по средней линии. Мыши обладают способностью рыть норы и среди них встречаются даже настоящие подземные обитатели, например, т.-н.-слепушонки.

* *

Давно существует сомнение, все ли семейства грызунов единого происхождения. Weinert пытается разрешить вопрос филогенеза у животных и человека изучением лобных пазух (см. выше). У грызунов нет лобных пазух (только у *Myopotamus* Coep. отмечают наличие „пустого

Sinus frontalis" (Zuckerkandl). Тем более интересно было бы для разрешения вопроса о родстве между отдельными видами грызунов воспользоваться топографическим изучением всей системы носовых полостей. Для этого надо собирать материал, который выходит за рамки лабораторных животных.

Лабораторная характеристика кролика, морской свинки и белой мыши.

Кролик является одним из наиболее употребительных лабораторных животных. Он легко разводится, вследствие большой плодовитости: самка дает в год до 48 штук детенышей, начиная плодиться с 8-ми месячного возраста. Длительность жизни кролика до 8 лет. Температура тела в норме 38,8—39,3

Кролик сыграл огромную роль в развитии бактериологии, в изучении заразных болезней человека и животных. Диагноз целого ряда инфекционных заболеваний устанавливается через заражение кролика, который очень чувствителен ко многим патогенным бактериям человека. Известна восприимчивость кролика к экспериментальному сифилису; на нем, главным образом, изучен ряд основных вопросов, касающихся этой болезни. Еще большее значение имели опыты на кроликах по вакцинации. На кроликах Пастер впервые установил метод прививок против бешенства. На Пастеровских станциях тысячам людей ежедневно производят антирабические вприскивания вакцин, приготовленных из высушенного мозга кролика. Кролик, как подопытное животное, получил широкое применение в экспериментальной биологии, физиологии, патологии, фармакологии. Для цели генетики кролик, опять-таки, представляет собой один из наилучших объектов для экспериментов.

Морская свинка только на родине употребляется в пищу, у нас же исключительно разводится для лабораторных целей. В помете дает 1—3 детеныша, реже—4—6. В год самка может дать приплод в 5—15 штук. Половое созревание наступает через два-три месяца после рождения. Живет морская свинка 4—5 лет, редко 6—8 лет. Морская свинка служит частым объектом для опытов в экспериментальной физиологии, фармакологии, патологии, бактериологии, паразитологии, гельминтологии. Животное это легко заражается туберкулезом, дифтерией, тифом, паратифом, сыпным и возвратным тифом и др. Морская свинка во многих случаях используется для диагностических целей в серологии (свежая сыворотка крови морской свинки употреб-

ляется в качестве комплемента). В генетическом отношении морская свинка наряду с кроликом и мышью является одним из наиболее изученных лабораторных животных. Генетика морской свинки и кролика имеет много сходных черт. Имеется много работ по генетике окраски и расцветки шерсти, окраски глаз и целого ряда других физиологических и патологических свойств у морской свинки.

Белые мыши. В лабораторной практике пользуются обычно альбиносами, т. е. к., по мнению многих авторов, белые мыши более чувствительны к различным реакциям. Самки мышей приносят пометы от 2 до 15 штук маленьких, лишенных волос детенышей. С 20-го дня новорожденный начинает кормиться самостоятельно, а к месяцу их можно отнимать от матери. Начиная с 70-го дня от рождения самки становятся годными к спариванию. Общая продолжительность жизни мышей в среднем 2—3 года. Белые мыши, как кролики и морские свинки, нашли широкое применение в экспериментальной биологии, патологии, онкологии, бактериологии, токсикологии и др. На белых мышах производились опыты с омоложением. Генетика мышей достаточно хорошо разработана. На мышах доказана приложимость закона Менделя к животным. Ученые провели ряд интересных работ по наследственности у мышей.

* * *

В экспериментальной ринологии кролик, морская свинка и белая мышь являются наиболее применяемыми подопытными животными. Навряд ли стоит перечислять многочисленные опыты, производившиеся в носу у грызунов, т. к. здесь не удастся зарегистрировать каких-либо успехов. Одной из основных причин неудач в этой области мы считаем, как это указывалось выше, очень слабое знакомство с морфологией носа у подопытных животных и отсутствие правильного метода ее изучения и иллюстрации.

Одним из условий правильного использования лабораторных животных является еще знакомство с спонтанной патологией у них. В частности, спонтанные заболевания носа у грызунов мало изучены. Все-таки по этому вопросу у грызунов имеется гораздо больше данных, нежели у птиц и амфибий (см. Berberich и Nussbaum (6)). Острый насморк у кроликов и морской свинки вызывается общим охлаждением, раздражающими газами, контактной инфекцией. Вторично острый насморк у них наблюдается при острых инфекционных заболеваниях с участием верхних дыхательных путей. Острый насморк у грызунов

очень часто переходит на придаточные полости носа и на более глубокие отделы дыхательных путей, вызывая пневмонию или плеврит, часто со смертельным исходом. У лабораторных грызунов встречается относительно редко *Rhinitis pseudo-membranacea*, *grouposa* и *diphtherica*, не представляющих особенностей. В связи с грубой травмой носа у грызунов может от вторичной инфекции гнилостными бактериями развиться *Rhinitis mortificans gangraenosa*. Хронический ринит характеризуется у лабораторных грызунов обильным секретом и образованием корок, носовые отверстия слипаются; кожа входа в нос пигментируется, теряет волосы. Слизистая носа имеет синевато-желтый цвет, во многих местах мацерирована и узурирована. В подслизистой соединительная ткань местами разрастается, утолщая слизистую. Вследствие этого поверхность слизистой становится бугристой. В тех случаях, когда процесс этот сильно выражен, он обозначается, как *Rhinitis chr. proliferans*. При образовании корок, издающих неприятный запах, говорят об озене. Встречаются у лабораторных грызунов ринолиты. Хронический ринит, как и острый, может привести к нисходящей инфекции с осложнениями со стороны легких или желудочно-кишечного тракта, кончающимся гибелью подопытного животного. Воспаление придаточных полостей носа может привести к образованию свища, открывающегося в носовую полость, в рот или наружу, на лицо. Чаще всего заболевает Гайморова полость. *Rhinitis contagiosa cuniculorum* представляет собой очень распространенное специфическое заболевание носа у кроликов. По Webster (23) это заболевание поражает кроликов летом в 20%; осенью и весной от 50 до 70%. Webster находил при этом в носовом секрете преимущественно *Bact. lepi-septicum* и *Bac. broncho-septica*. *Bac. lepi-septicus* встречается в секрете носа у здоровых животных. По Miller и Noble внезапная резкая смена температуры благоприятствует возникновению этой инфекции. Webster и друг. описывают возбудителя *Rhin. cont. cunicul.*, как небольшую неподвижную грамотрицательную палочку, похожую на бациллу инфлюэнции. Инфекция распространяется вдыханием секрета больных животных, кормлением загрязненной пищей. Насморк этот легко дает осложнение со стороны уха, мозга, легких. Попадая в кровь, *Bac. lepi-sept.* дает сепсис или пиэмию. Подобную же картину может дать *Bac. cuniculicida mobilis*. *Rhinitis coccidiosa* у кроликов носит энзоотический характер и может проявиться изолированно в носу или идти рядом с кокцидиозом в кишечнике и печени. Диагноз ставится путем выявления в носовом секрете *coccidium oviforme*. Воспалительный процесс из носа переходит на веки, конъюнктиву, угол рта, ухо.

Анатомия и гистология носа у кролика, морской свинки и белой мыши.

Литературные данные: В многочисленных работах о кролике, морской свинке и белой мыши специально носу этих животных отводится мало места. К. Peter (114) в очерке сравнительной анатомии носа в разделе „млекопитающие“ не останавливается отдельно на описании носа у грызунов. Заметив, мимоходом, что грызуны относятся к животным с хорошо развитым Якобсоновым органом, Peter иллюстрирует это фронтальным разрезом носа у мыши, заимствованным у Gegenbaur'a. На рисунке не указана область носа, откуда взят срез; naso-front. неправильно отмечена, как шах-turbinale. Лабораторные грызуны относятся к млекопитающим-макросматам, нос которых характеризуется тем, что: во 1-х, носовая полость отграничена от рта, во 2-х, от первичной хоаны остается только рудимент в виде узкого Стенсонова канала в небе, 3) носовая полость получает выход в носоглотку через вторичные хоаны, минуя рот; 4) система раковин и параназальных полостей хорошо развита. Вгошан (10) выявил у грызунов в носу много больших желез, из которых некоторые лежат вне носовой капсулы. Железы эти увлажняют слизистую носа, ductus naso-palatinus и вход в нос. У всех грызунов слизистая в обонятельной области характеризуется содержанием желто-коричневого пигмента и обозначается, как Locus luteus. Лимфатическая система слизистой носа у грызунов слабо изучена. Характер покровного эпителия в носу у грызунов сильно меняется в направлении от входа в нос кзади и кверху. В переднем отделе преобладает МСПЭ, который по мере углубления в полость носа переходит в МрМЦЭ и обонятельный эпителий. Kolmer (84) так описывает гистологическую картину обонятельной слизистой у кролика: „Опорные клетки располагаются здесь поверхностно, образуя своими сходящимися вместе головками на поверхности слизистой мозаику из полигональных пластинок, где только по краям пластинок имеются маленькие, круглые отверстия, представляющие выход утолщенным окончанием периферических отростков обонятельных клеток. Опорные клетки, занимая всю толщину эпителиального слоя, имеют в верхней трети овальное ядро, выше которого отмечается сетчатое строение клетки; у молодых животных поблизости от конечной пластинки имеется небольшая диплозома с внутренними и наружными лучами. Тело клетки ниже ядра принимает неправильную форму и продолжается до основания эпителиального слоя, при чем конфигурация клетки в этой части определяется впячи-

ванием в нее прилежащих тел чувствительных клеток. К основанию опорная клетка образует треугольное расширение. В опорных клетках с трудом (с помощью молибдотетраоксилина) удастся выявить волокна. Чувствительные обонятельные клетки, располагаясь на периферии, представляют собою веретенообразные, биполярные клетки ганглиозного характера, от которых отходят периферические отростки к поверхности слизистой; отростки эти располагаются в бороздках между телами опорных клеток и выходят через мозаику *limitans externa*, образуя пучковатые утолщения, на которых расположены, повидимому, неподвижные обонятельные волоски. Временами можно наблюдать на поверхности слизистой на большом протяжении слабо клейкое вещество, дистальной границей которого является нежная однородная легко отслаивающаяся пленка. Можно доказать наличие в телах чувствительных клеток вокруг ядра сеть неврофибрилл, от которой отдельные волокна направляются в дистальный конец клетки "... «Кроме обонятельных и чувствительных клеток вдоль *membrana basilaris* одним рядом располагаются треугольные базальные клетки, которые могут играть роль заместительных клеток».

Картина эта в основном соответствует строению обонятельного эпителия у других грызунов и у человека.

У морской свинки эпителий обонятельной области имеет толщину 140 микронов, из которых верхние 30 микр. занимают опорные клетки. Чувствительные клетки образуют 6—7 рядов; базальные клетки—1 ряд. Якобсонов орган у морской свинки и мыши весьма сходен по строению; только на латеральной респираторной стенке у морской свинки эпителий выше и имеет больше слоев. Kolmer (83) наблюдал здесь у морской свинки и мыши проникновение кровеносных капиллярных петель непосредственно в эпителий. У крысы обонятельный эпителий имеет в толщину 80 микр. Обонятельный орган мыши представляет собой во всех отношениях уменьшенную картину этого органа у крысы. Однако, раковины решетчатого лабиринта у мыши лучше развиты, обонятельная слизистая толще (на перегородке—больше 300 микр.), богаче нервами и железами.

Н а ш и д а н н ы е.

Топографические основы изучения носа у лабораторных грызунов (табл. VI, VII и VIII).

Мы уже указали, что нос грызунов был для нас первым, по времени, объектом топографического изучения,

послужившим образцом для последующих исследований носа у амфибий и птиц.

При делении носа у грызунов на области и отделы мы исходили из картины неба и латеральной стенки носовой полости. Если сравнить строение скелетированного неба у наших трех форм, видно, что у кролика щель в костном небе широкая, сердцевидной формы; у белой мыши—овальная длинная, у морской свинки—овальная, очень короткая и узкая. Во всех случаях граница между второй и третьей областью шла на небе по линии ВВ. У белой мыши и кролика препараты, расположенные между передним краем верхней челюсти и передним краем щели в костном небе, относились к первой области; у морской свинки граница между первой и второй областью проходила у переднего края щели. На латеральной стенке носа граница между второй и третьей областью проходила у переднего края *ethm.-turbinale* (e-t.) по линии ВВ. Первая область заключала в себе передний отдел М.-т., а вторая—располагалась между линиями АА и ВВ. В каждой области препараты делились на три группы (отделы), исходя из расположения и формы раковин, придаточных полостей и зубов. Каждая таблица состояла из 9 фигур, соответственно 9 отделам носа у грызунов.

Анатомия и гистология носа у лабораторных грызунов. **Кролик (табл. VI).**

Обл. I, рис. 1. Вход в нос, располагающийся в первом отделе сбоку, во втором и третьем отделах снаружи закрывается. Перегородка носа в переднем отделе низкая толстая, но направленную назад становится тоньше, выше и делит носовую полость на правую и левую половину. Дно носа, в основе которого лежит межчелюстная кость, кзади постепенно опускается, превращаясь в конце области с обеих сторон в щель, расположенную между перегородкой и челюстью. Соответственно этому межчелюстная кость, имеющая в отделе первом в поперечном разрезе, приблизительно, четырехугольную форму, принимает в отделе II и III вид подковы с вогнутостью, направленной кверху, в сторону дна носа. Вогнутость эта по направлению кзади все более углубляется и в конце первой области разделяет межчелюстную кость на правую и левую ветвь, в промежутке между которыми располагается нижний отдел носовой перегородки, утолщенный вследствие содержания в нем Якобсонова органа.

У нижнего края межчелюстной кости спереди располагаются две пары резцов, одни позади других,—явление, послужившее для выделения зайца и кролика в особый

подотряд зайцеобразных грызунов (на рис. 1 видны только остатки коронок задних резцов). В отделе II и III в межчелюстной кости проходят загнутые назад корни передних резцов (сверху) и задних (снизу) (рис. 2 и 3 обл. I). По направлению назад дно носа все более приближается к корням. В третьем отделе корни задних резцов проходят под самым дном носа, корни же задних резцов оказываются в межчелюстной кости сбоку и выше уровня дна носа.

Maxillo-turbinale, появившаяся в отделе 2 на латеральной стенке в виде простого выступа, кзади все усложняется; в последних препаратах обл. I *max.-turb.* в разрезе имеет уже хорошо выраженную ветвистую форму. В корне *max.-turb.* имеется небольшая полость (случайно зачерненная на рис. 3), которую можно еще проследить во второй области (рис. 1 обл. II), исчезающую во 2 отделе обл. II. Эта полость самостоятельно сообщается с носом и не имеет ничего общего с системой придаточных полостей носа *m, n, p* (обл. II рис. 3). В отд. 3 на своде появляется выступ *naso-turbinale* (*n.-t.*).

Во втором отделе (рис. 2 обл. I) в мягких тканях неба, скрыто между поперечными небными складками, располагается устье носо-небного Стенсонова хода (*ductus naso-palat. Stenisoni, ds*). Ход этот направляется косо спереди назад сверху и уже в отделе 3 обл. I подходит ко дну носа (рис. 3 обл. I), чтобы в начале обл. II сообщиться с носовой полостью, правильней говоря, слиться с упомянутой щелью, образовавшейся в костном дне носа между челюстью и носовой перегородкой (рис. 1, обл. II).

Обл. II. В этой области *max.-turb.* принимает в разрезе сильно ветвистую форму. *M.-t.* можно проследить во всех 3-х отделах этой области. Это чисто респираторная раковина, сильно фильтрующая вдыхаемый воздух. Она считается гомологом нижней раковины у человека.

Ethmoido-turbinale (*e.-t.*) появляется в конце этой области в виде выступа, свободно впадающего в носовую полость в направлении кзади кпереди (в таблице этот выступ не попал в разрез, т. к. выпал из препарата). Корни *e.-t.* исходят из верхнего угла медиальной стенки полости (рис. 1, обл. III). Вторая область характеризуется сильной пневматизацией латеральных стенок. В отделе 2 отмечается образование полости *p* в *naso-turbinale* (*n.-t.*) (рис. 2, обл. II). Кроме того, в этом же отделе в челюсти выше *ductus naso-lacimalis* (*d*) появляется полость *n* (рис. 2, обл. II). Еще дальше кзади, в отделе 3, в поперечный разрез попадает полость *m*. По направлению кзади все три полости увеличиваются в размере и занимают в отделе 3 всю латеральную стенку. Чтобы получить более

ясное представление о форме и взаимоотношениях придаточных полостей, мы (76) приготовили слепки их с помощью зубоврачебного пломбировочного материала. Мы убедились, что удобнее всего подойти к придаточным полостям носа у кролика со стороны боковой (лицевой) стенки. В среднем и заднем отделе эта стенка очень тонка и через нее просвечивает *ductus naso-lacimalis*, который проходит на границе между полостью *m* и *n* (фиг. 3, обл. II), фиг. I, обл. III). После разрушения пинцетом боковой стенки выше и ниже канала легко обозреваются полости *m*, *n*, *p*, сообщение их между собой и с носовой полостью. В общем *m*, *n*, *p* представляет собой единую с носом сложную систему полостей. В конце обл. II и через всю обл. III можно проследить, как полость *p*, достигнув наибольших размеров соответственно границе между *m-t* и *e-t* (рис 2) кзади уменьшается, в то время, как полость *n* увеличивается в размерах; на определенном расстоянии полости *n* и *p* широко сообщаются. Полость *m*, самая меньшая в отделе 3, обл. II, постепенно увеличиваясь кзади, в обл. III с исчезновением полостей *n* и *p*, является единственной придаточной полостью носа (фиг. 3, обл. III). Наличие лицевой стенки, соседство с орбитой, сообщение с носовой полостью путем отверстия, расположенного под *e-t*, — все это дает повод считать, что полость *m* является гомологом Гайморовой полости у человека.

Обл. III. В этой области носовая полость делится на два этажа—верхний и нижний—вследствие того, что перегородка носа, укоротившись и отстав от дна носа, сростается по свободному своему краю с выступами латеральных стенок. Образовавшийся, таким образом, общий нижний ход (*ductus naso-pharyngus*, *Nph*), проводит вдыхаемый воздух в глотку, трахею, легкие; верхний же этаж, разделенный продолжением назад перегородки носа на правую и левую половину, кончается слепо кзади и является чисто обонятельной областью. Гаймороза полость, увеличившись в размерах, пододвинула медиальную стенку в нижнем отделе ближе к средней линии, к месту срастания ее с краем носовой перегородки. На стенках обонятельной области отмечается ряд небольших раковин, исходящих из верхней, нижней и латеральной стенок.

Гистология слизистой носа у кролика.

Микроскопически покровы носовой полости в начале обл. I мало чем отличаются от кожи. В направлении спереди назад толщина эпителиального слоя слизистой все уменьшается, исчезают волосы, все незаметнее становится ороговение. В отделе II, обл. I, на головке *m-t* и на месте

перехода слизистой с перегородки на свод, появляется многослойный цилиндрический (т.-н. переходный) эпителий, а в конце этого отдела показывается многорядный цилиндрический эпителий. Наличие многослойного цилиндрического эпителия между МСПЭ и МрМЦЭ не является правилом, поэтому название „переходный“ навряд ли для него подходит, тем более, что граница между этим видом эпителия и другими бывает резко выражена. Замена одного вида эпителия другим не происходит сразу „по всему фронту“, сверху до низу в носу у кролика. Вследствие этого на одном и том же фронтальном срезе, начиная с отдела 2, обл. I, можно видеть в нижне-верхнем направлении несколько видов эпителия. Как правило, в отделе 3, обл. I и в отделе 1, обл. II на дне эпителий многослойный плоский, на перегородке и разветвлениях м.-т.—МрМЦЭ, на месте перехода слизистой с перегородки на свод—многослойный цилиндрический. Только начиная с отдела 2, обл. II, мы видим МрМЦЭ также на дне. Область II относится в основном вся к *reg. respiratoria*; обонятельная функция здесь сосредоточена в Якобсоновом органе. Разветвление м.-т. выстлано, как правило, МрМЦЭ. Обонятельный эпителий хорошо выражен только в обл. III.

Очень важно и интересно отметить ту взаимную связь, которая существует в слизистой между видом покровного эпителия и строением подэпителиальной ткани. Под толстым слоем эпителия входа в нос *typ. propria* (t. p.) слизистой имеет такое же строение, как в коже. С утончением эпителиального покрова и исчезновением волос t. p. постепенно лишается потовых и сальных желез, а вдающиеся в эпителий сосочки все более сглаживаются (так как в эпителии сосудов не бывает, сосочки, вдаваясь в МСПЭ, облегчают его питание; с утончением же эпителиального слоя, как думают, роль сосочков теряет свое значение и они исчезают). В отделе 2, обл. I, имеются переходные участки, где в t. p. под многослойным плоским эпителием железы отсутствуют. Несколько дальше кзади ближе к МрМЦЭ в t. p. показываются выводные протоки носовых желез и только под МрМЦЭ мы видим, как правило, самые носовые железы. Интересно наблюдать, как в местах резкого перехода плоского эпителия в МрМЦЭ, сейчас же в t. p. появляются железы, до этого места отсутствующие. Своеобразна картина t. p. под обонятельным эпителием. В большом количестве здесь встречаются под эпителием расширения выводных протоков Баумановых желез, обозначенные Brunn'ом, как „*Blasen der Bowman'schen Drüsen*“, хотя считается, что они бывают только у человека.

Повсюду в t. p. в норме, в большей или меньшей сте-

пени встречаются лейкоциты, главным образом, лимфоциты, которые местами образуют скопления в виде лимфатических фолликулов. В значительном количестве такие фолликулы встречаются в слизистой задних отделов носа (в отд. 2 и 3, обл. I, и в обл. III), где они нередко непосредственно подходят к поверхности слизистой, вытесняя даже эпителий.

Морская свинка. Табл. VII.

Обл. I. Вход в нос, открытый снаружи в отделе 1 и 2, замыкается в отделе 3. В направлении спереди назад перегородка носа заметно утончается и становится выше. Дно носа кзади постепенно закругляется и углубляется. В отделе 2 со свода спускается в каждой половине выступ, придающий носовому ходу дугообразную форму. В 3 отделе появляются раковины: на латеральной стенке располагается *maxillo-turbinale* (m.-t.), имеющая в разрезе форму пластинки, согнутой под углом, открытым латерально; *nasal-turbinale* (n.-t.) исходит из верхнего утолщенного отдела носовой перегородки и направляется почти горизонтально кнаружи слегка изогнутой пластинкой, несколько утолщенной на свободном конце. Благодаря раковинам, носовые ходы с каждой стороны получают форму повернутой кнаружи стрелки (фиг. 3, обл. I).

Обл. II. Дно носа на протяжении этой области кзади все глубже вдается в межчелюстную кость, разделяя ее в конце (обл. II, фиг. 3) на правую и левую половину. В образовавшейся, таким образом, щели помещается нижний отдел носовой перегородки с расположенным внутри него Якобсоновым органом. В отделе 3 на небе у основания расположенного по средней линии гребешка, отмечаются щели, идущие навстречу углубившемуся дну носа (на фиг. 3, обл. II, эти щели не показаны).

Загнутые назад резцы идут далеко в кость челюсти и видны в поперечном разрезе во всех отделах обл. II. В отделе 1 (обл. II, фиг. 1) зубные срезы лежат близко друг от друга под дном носа; кзади они поднимаются выше, расходятся кнаружи и располагаются в кости по обеим сторонам щели, приблизительно, у верхнего края ложа Якобсонова органа. М.-т. в отделе 1 (обл. II, фиг. 1) принимает серповидную форму, изгибаясь параллельно к боковой стенке. В отделе 2 (обл. II, фиг. 2) м.-т. утончается и располагается параллельно в отношении боковой стенки и разветвления п.-т. В отделе 3 (обл. II, фиг. 3) отмечается параллельность только по отношению к п.-т. В отделе 2 и 3 этой области м.-т. дает одну небольшую веточку кнаружи книзу. N.-т. во всех отделах этой области спу-

скается со свода, разветвляясь вилкообразно в отделе 2 и 3. На свободных концах п.-т. и ее ветвей имеются булавовидные утолщения.

У основания м.-т. в отделе 1 (обл. II, фиг. 1, d) виден в разрезе канал, который направляется кзади книзу и может быть прослежен во всех отделах этой области. Канал этот, повидному, имеет отношение к слезно-носовому ходу. Обл. III, характеризуется тем, что в ней носовая перегородка отстает от дна, срастается по свободному краю с выступом латеральной стенки и отграничивает, таким образом, в нижнем отделе носовой полости—т.-н, носоглоточный ход (обл. III, фиг. 1, 2, 5). В отделе 1 (обл. III, фиг. 1) в разрез попал свободно вдающийся в полость носа пневматизированный выступ *ethmoido-turbinalis* (e.-t.); в отделе 2 (обл. III, фиг. 2) отмечается большое число этмоидальных раковин, исходящих из латеральной стенки носа в виде прямых и изогнутых пластинок. В отделе 2 (обл. III, фиг. 2) хорошо выражена придаточная полость носа (гомолог Гайморовой пазухи?). В отделе 3 срезы проходят через лобные доли мозга, задний отдел носа и носоглоточный ход.

Гистология слизистой носа у морской свинки.

Обл. I (фиг. 1, 2, 3). Вход в нос повсюду выстлан кожей, которая только на дне и медиально потеряла волосы. Там, где нет волос, эпидермис толще и пигментирован.

Отд. 2 (обл. I, фиг. 2). На выступах, исходящих из верхней стенки преддверия, покров все еще эпидермальный, лишенный волос только на внутренней поверхности. Нет волос также в эпидермисе, покрывающем носовую перегородку и дно носа.

Отд. 3 (обл. I, фиг. 3). На перегородке, начиная от дна до середины нижней поверхности *naso-turbinalis* слизистая кутанного типа, покрытая типичным многослойным плоским эпителием с очень редко расположенными в т.-р. соединительнотканными сосочками. Т. р. состоит из плотной волокнистой соединительной ткани, богата кровеносными сосудами, в ней отмечаются отдельные выводные протоки желез. Такого же типа слизистая на дне носа и на латеральной стенке снизу до перегиба м.-т. На остальном протяжении слизистая носит еще эпидермальный характер с хорошо выраженным *stratum granulosum* в эпителиальном слое.

Обл. II (фиг. 1, 2, 3). В отделе 1 на перегородке, начиная от дна на небольшом протяжении эпителий многослойный плоский с очень тонкой т. р., переходящей в надхрящину перегородки. Выше этого участка до уровня

перегиба *ш.-т.* слизистая на перегородке постепенно утолщается за счет эпителиального слоя и *т. р.* Эпителий тут многорядный цилиндрический мерцательный с большим количеством бокальчатых клеток; в толще его заложены небольшие альвеолярные слизистые железы, открывающиеся узеньким устьем на поверхность эпителия. Еще выше на перегородке, на своде и на внутренней поверхности *п.-т.* эпителий опять многослойный плоский. *Т. р.* последних двух участков слизистой перегородки, на своде и на внутренней поверхности *п.-т.* довольно толстая без *lign. submucosa* с большим количеством серозных желез, выводных протоков и кровеносных сосудов. На наружной поверхности *п.-т.* в наружной части свода, на латеральной стенке и на *ш.-т.* до перегиба, слизистая покрыта *МСПЭ* эпидермального характера (хорошо виден *stratum granulosum*). На латеральной стенке от дна до корня *ш.-т.* эпителий переходит от *МСПЭ* к *МрМЦЭ* с большим количеством бокальчатых слизистых клеток. От корня *ш.-т.* до загиба латеральная стенка покрыта *МСПЭ* с довольно толстой *т. р.*, в которой заложено много серозных желез.

Отдел 2. (Обл. II, фиг. 2). На перегородке носа от дна до нижнего уровня Якобсонова органа отмечается *МСПЭ*, который кверху переходит в *МрМЦЭ* с бокальчатыми клетками, покрывающий перегородку, свод и внутреннюю поверхность *п.-т.* На наружной поверхности *п.-т.*, на латеральной стенке, до места ее перегиба эпителий многослойный плоский. На дне носовой полости *МСПЭ* перекидывается на латеральную стенку, где переходит в *МрМЦЭ*, продолжающийся кверху до корня *ш.-т.* На *ш.-т.* *МСПЭ* премешан с участками *МрМЦЭ*. На свободном краю *ш.-т.* эпителий приобретает эпидермальный характер с толстым роговым и зернистым слоем. В области *ш.-т.* хорошо выражена *membr. basilaris* под эпителиальным слоем в виде светлой каймы и отмечается большое количество серозных желез в *т. р.*

Отдел 3. (Обл. II, фиг. 3). Эпителий на дне носового хода, расположенного в мягких тканях неба, многослойный плоский, который кверху, на перегородке и на латеральной стенке переходит в *МрМЦЭ* с бокальчатыми клетками. С перегородки *МрМЦЭ* переходит на свод и на внутреннюю поверхность *п.-т.* (на три четверти). Остальная часть медиальной поверхности *п.-т.*, латеральная поверхность *п.-т.*, латеральная стенка носа и *ш.-т.* покрыты эпителием переходного типа от *МСПЭ* к *МрМЦЭ*. Среди *МрМЦЭ* встречаются скопления бокаловидных клеток, наподобие почек, которые особенно сильно выражены на носовой перегородке. В конце отдела 3 собственный Якобсонов орган исчезает и остается только железа и

кавернозные тела, относящиеся к этому органу. В канале эпителий мерцательный цилиндрический; слизистая образует здесь ряд соединительнотканых сосочков.

Обл. III (фиг. 1, 2, 3). В отделе 1 на перегородке носа, на своде, на е.-т. и на латеральной стенке слизистая покрыта МрМЦЭ. Только на дне носа на незначительном участке отмечается эпителий переходного типа. На дне носа в т.-р. симметрично с обеих сторон расположены солитарные лимфатические фолликулы.

Отдел 2 (Обл. III, фиг. 2). Только в этом препарате появляется обонятельный эпителий. Насколько об этом можно судить, не пользуясь методом серебрения, обонятельный эпителий располагается, главным образом, на выпуклых поверхностях раковин. В носоглоточном ходе слизистая покрыта МрМЦЭ, за исключением латеральных стенок, покрытых МСПЭ.

Отдел 3 (Обл. III, фиг. 3). В носоглоточном ходе прежняя картина. В носовых ходах покров слизистой состоит из МрМЦЭ.

Белая мышь. Табл. VIII.

Обл. I (фиг. 1, 2, 3). Перегородка носа высокая, в нижнем отделе утолщенная. В отделе 1 перегородка соединяется со дном широким основанием. В отделе 2 и 3 между перегородкой и дном носа имеется перемычка, вследствие закругления ложа Якобсонова органа. Дно носа, расположенное на фиг. 1 между корнями резцов, изади опускается все больше книзу и в конце обл. I делит межчелюстную кость на правую и левую половины.

М.-т. в срезах кпереди от препарата, показанного на фиг. 1, имеет форму лежащей буквы Т, в которой можно различать основную пластинку и два боковых выроста: верхний и нижний. Вследствие срастания нижнего выроста по свободному краю с латеральной стенкой (обл. I, фиг. 1) отграничивается канал, который можно проследить во всех отделах обл. I и II.

Н.-т. имеет форму слегка изогнутой пластинки, свисающей со свода и ветвящейся вилкообразно на свободном конце. Открытый угол вилки обращен на фиг. 2 книзу и медиально, на фиг. 3—книзу и латерально.

Загнутые назад резцы идут далеко назад в челюсть и попадают в разрез на протяжении всей обл. I и II. Над резцами имеется щелевидное пространство, сообщающееся спереди со ртом. На срезах отдела 1 и 2 можно проследить сообщение канала Якобсонова органа с носом.

Канал этот в переднем отделе представляет собой борозду, расположенную у основания перегородки; каудальные свободные края борозды срастаются и ограничивают канал Я. о. от носа.

Обл. II (фиг. 1, 2, 3). В костном дне носа во всех отделах этой области отмечается щель, закрытая мягкими тканями. На фиг. 2 в мягких тканях виден ход (Стенсонов), сообщающий нос со ртом. Перегородка носа заметно утолщается в двух местах: внизу—соответственно расположению Я. о., и в верхнем отделе—между N.-t. Канал d располагается в отношении резцов на фиг. 1 кнутри книзу, на фиг. 2—книзу, на фиг. 3—книзу и латерально.

N.-t. на фиг. 2 сдвигается со свода книзу на латеральную стенку и, спаявшись с ней, ограничивает полость m (гомолог Гайморовой полости?). На определенном участке латеральной стенки полости имеется раковина.

На фиг. 3 в разрез попал свободно вдающийся в носовую полость выступ e.-t.

Обл. III (фиг. 1, 2, 3). Во всех 3-х отделах разрезы идут через лобную долю мозга. На фиг. 1 хорошо выражена Гайморова полость. На латеральной стенке носа отмечается несколько этмоидальных раковин, сильно утолщенных на свободных краях. Перегородка носа отстает от дна на фиг. 1 и срастается с выступом латеральной стенки, ограничивая в нижнем отделе носа носоглоточный ход (обл. III, фиг. 2 и 3). На фиг. 3 виден носоглоточный ход и мозг в разрезе.

Гистология слизистой носа у белой мыши.

Обл. I. Напоминающие кожу покровы входа в нос у белой мыши на протяжении уже первого отдела переходят в слизистую кутанного и респираторного типа. На фиг. 1 на перегородке носа в нижнем отделе слизистая покрыта МрМЦЭ, t.-р. гоноккая; желез нет, tun. submucosa выражена неясно. Там, где перегородка носа утолщается, слизистая покрыта однослойным цилиндрическим мерц. эпителием. Выше на перегородке отмечается МрМЦЭ; в t.-р. и submucosa видны редкие выводные протоки желез, большое количество кровеносных сосудов и одиночные альвеолы серозных железок. На своде между перегородкой и n.-t. имеется, повидимому, участок обонятельного, или переходного к обонятельному, эпителия. На остальном протяжении покров слизистой состоит из МрМЦЭ, меняющего местами высоту и количество рядов. Только на дне носовой полости встречается МСПЭ. В канале d эпителий многослойный плоский с малым количеством слоев.

Фиг. 2. На перегородке носа снизу до уровня свободных краев п.-т. слизистая покрыта МрМЦЭ с бокальчатыми клетками. В т. р. среднего отдела перегородки носа имеются серозные железы с выводными протоками. Выше на перегородке, на своде носа и частично на медиальной поверхности п.-т. эпителий обонятельный. На границе перегородки и свода среди обонятельного эпителия симметрично с обеих сторон отмечаются небольшие характерные выемки, выстланные МрМЦЭ. На всем остальном протяжении носовая полость выстлана МрМЦЭ, только на дне все еще продолжается МСПЭ. В д эпителий тот же, что на предыдущей фигуре.

Фиг. 3. Микроскопическая картина слизистой та же, что в предыдущем препарате с той только разницей, что граница обонятельного эпителия опустилась ниже на медиальной поверхности п.-т. Упомянутая выемка исчезла. Якобсонов орган в этом отделе вполне сформировался. Дно покрыто МСПЭ.

Обл. II (фиг. 1, 2, 3). Микроскопическая картина слизистой по сравнению с предыдущим препаратом не изменилась на фиг. 1. На фиг. 2 обонятельный эпителий по-прежнему располагается на перегородке носа от уровня свободных краев п.-т., переходя отсюда на свод и латеральную стенку носа, обрываясь у корня п.-т. В т. р. перегородки носа, частично в т. subnasosa появилось большое количество серозных желез, нервных стволиков и кровеносных сосудов. В Стенсоновом ходе слизистая покрыта МСПЭ.

Фиг. 3. Обонятельный эпителий, начинаясь в среднем отделе перегородки носа, идет кверху, покрывает свод и латеральную стенку носа приблизительно на одну треть. На дне на месте МСПЭ появляется МрМЦЭ. В латеральных углах дна носа в т. р. появились солитарные фолликулы. Вокруг полости ш и вокруг зуба в челюсти отмечается большая серозная железа. Полость ш выстлана однослойным мерц. цил. эпителием, канал д—МСПЭ.

Обл. III (фиг. 1, 2, 3). На фигуре 1 обонятельный эпителий покрывает всю перегородку, свод и все раковины. МрМЦЭ сохранился только на дне. На фигуре 2 и 3 обонятельная область занимает ту же поверхность; в носоглоточном ходе—МрМЦЭ.

З а к л ю ч е н и е

В связи с опытом по вопросу о влиянии пыли на слизистую носа у кролика, мы увидели необходимость предварительного ознакомления с морфологией носа у подопытного животного. Изучение ряда экспериментов в ринологии убедило нас, что зыбкий морфологический фундамент, на котором они построены, делает их подобными тем научным «мыльным пузырям», о которых говорил Павлов. Морфология—это те азы, без усвоения которых невозможно изучение физиологии и патологии органов. Мы вернулись к азам.

Выделение лабораторных животных в особую группу для морфологического изучения вообще, носа в частности, целесообразно со многих точек зрения. Во первых, это должно помочь развитию экспериментальной медицины. Кроме того, изучение морфологии лабораторных животных является крепким мостом, соединяющим медицину с зоологией, сравнительной анатомией и эмбриологией. Этим осуществляется связь, за которую у нас давно уже ратовал Мечников. Изучение лабораторных животных имеет также большой интерес с точки зрения морфо-физиологических наук, т. к. эта группа животных является наиболее всесторонне исследованной и может служить исходной точкой и образцом для изучения других групп животных.

Пироговский топографический метод, примененный к носу лабораторных животных, и видоизмененный новой техникой,—открыл перед нами в изучении морфологии носа новые возможности, которые не могли быть исчерпаны полностью в одной работе. Необходимо еще осветить тем же методом ряд деталей в анатомо-гистологической картине носа (Якобсонов орган, слезно-носовые каналы, обонятельное поле и т. д.). Круг лабораторных животных необходимо расширить изучением кошки, собаки и ряда др. домашних животных. Большая работа предстоит еще в отношении топографического онтогенетического изучения носа. Накопление материала в указанных направлениях, требующее коллективных усилий, даст возможность перейти от анализа к синтезу и провести действительно обоснованную экспериментальную работу по морфологии и патологии носа.

Задачей настоящей работы было только преодолеть первые трудности, стоявшие на намеченном пути.



Считаю своей обязанностью выразить искреннюю благодарность заслуж. деятелю науки проф. Л. И. Свержевскому, который своими советами и указаниями стимулировал выполнение этой работы.

Литературный указатель.

1. Alverdes.—Die apokrinen Drüsen im Vestibulum nasi des Menschen. *ref. Zbl. f. HNO B.* 19, 1933.
2. André.—Contribution à l'étude des lymphatiques du nez et des fosses nasales. Thèse. Paris, 1905.
3. Арандаренко.—Обонятельный орган и его функция у животных и человека. *Вестн. ушн., нос., горл.* 1913.
4. Aronsohn.—Experimentelle Untersuchungen zur Physiologie des Geruchs. *Arch. f. Phys. v. Dr. Em. du Bois Reym.* 1886.
5. Baumann.—Experimente ü. d. Geruchssinn u. den Deutewerb der Viper. *Zschr. f. vergl. Physiol. B. X. H. 1.*
6. Berborich u. Nussbaum.—Nase. *Anat. u. Pathologie der Spontanerkrankungen der kleinen Laboratoriumstiere*, v. Rud. Jaffe. Berlin. 1931.
7. Boguschowska-Janicka.—Beiträge z. Histologie der Nasenschleimhaut b. menschl. Embryonen. *Inaug. Dissert.* 1910.
8. Born.—Ü. die Nasenhöhle u. d. Tränennasengang der Amphibien. *Morph. Jahrb. B. 2.* 1876.
9. Bovier-Lapierre.—De la vascularité de l'épithélium olfactif. *CR des seances de la soc. de Biol.* 1888.
10. Broman, Ivar.—Ü. eine bisher unbekannte intraseptale Nasenhöhlendrüse b. den Säuger. *Anat. Anz. B.* 49. 1916.
11. Broman.—Ü. extrakapsuläre Nasenhöhlendrüsen b. den Beuteltieren. *Anat. Anz. Bd.* 50. 1917.
12. Broman.—Das Organon vomero-nasale Jacobs.—ein Wassergeuchsorgan. *Anat. Hefte B.* 58. 1920.
13. Broca.—Memoires sur le cerveau de l'homme. Paris, 1888.
14. Brunn.—Die Endigung der Olfactoriusfasern in Jacobs. Org. des Schafes. *Arch. f. mikroskop. Anat. Bd.* 39. 1892.
15. Brunn.—Untersuchungen ü. d. Riechepithel. *Ibid. B.* 11. 1875.
16. Brunn.—Zwei mikroskop. Präparate v. Riechepithel eines Hingerichteten. *Verhand. d. Anat. Ges.* 1889.
17. Brunner.—Der zentr. Riechapparat b. Menschen. *Denk. u. Kahler T. I.* 1923.
18. Burr.—Носовой мешок и носовая пол. *Изв. по Гексли и Бер.*
19. Wagner.—On the cranial characters of *Liopelma hochst.* *Anat. Anz. B.* 79, № 5/6.
20. Van der Stricht.—Le neuro-epithélium olfactif et ses parties constit. superf. *CR. assoc. anat.* 1909.
21. Watanabe.—Ü. die Entwicklung des Tränennasenganges in Japan einheim. *Amphibien. Anat. Anz. B.* 82.
22. Watanabe.—Ü. die Entwicklung des Geruchsorgans v. *Rhacopodus* *Schleg. *Zschr. f. Anat. u. Entw. B.* 105. 1930.
23. Webster.—Epidemiological studies on respiratory infections of the rabbit. *Journ. of the Exper. Medic. № 4.* 1926.
24. Webster a. Smithe.—Etiology of Otit. med. *Ibid. № 2.* 1925.
25. Webster.—Nasal Flora of Labor. Rabbits. *Ibid. № 6.* 1924.

26. Weinert.—Die Ausbildung der Stirnhöhlen als stammesgeschichtliches Merkmal. Zschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. XXV, 42. 1925
27. Weinert.—Ursprung der Menschheit, 1932, русск. перекл. 1935.
28. Werner.—Amphibia. Handb. der Zoologie B. VI, H. 2.
29. Werner.—Beitr. z. Biologie der Reptilien usw. Biolog. Zentr. Bl. 1902.
30. Wiktorowa.—Ü. die Wirkung einiger Arzneimittel auf das Flimmerepithel. Acta oto-lar. V. XXI, 1934.
31. Винокур И. Л. и Ратенберг М. А.—Эксперимент. изучение действия санниковой пыли на веран. дых. пути и т. д. Сборн. трудов Ленингр. Ин-та уха, горла, носа и речи т. I. 1933.
32. Виравов.—К эндокринной теории озены. Жунгб. 1932, 9.
33. Wiraboff.—Relations entre la muqueuse du nez et l'activité fonctionnelle des glandes genitales. Rev. de laryng. 55. 1934.
34. Williers.—Ü. den Schädelbau der Brevicipitiden-Gattung. Anat. Anz. B. 71. 1931.
35. Violett.—Absence des vaisseaux dans l'épithélium olfactif du cobaye Bull. et mem. Soc. anat. S. 6. T. 3. 1901.
36. Войчек В. И.—Уши, носов. и горлов. болезни ч. II. 1926.
37. Gadow.—Vögel, Brossen Klassen u. Orgn. des Tierreichs. 1891.
38. Гамаюн о в.—Влияние отсутствия носового дыхания на сосуды мозга. Труды Сар. Ин-та физ. в. д. н. т. I. 1934.
39. Hajek.—Beitrag z. Anatomie der Drüsen der Nasenschleimhaut. Verhandl. d. deutsch. Naturf. u. Ärzte. Breslau. 1904.
40. Geber.—Das Wesen d. Rhinoskleroms. Arch. f. Dermat. u. Syph. 11. 4. 1872.
41. Гексли и Бер.—Экспериментальная эмбриология. С англ. 1936.
42. Генкин М. С.—Соврем. состояние вопроса о действии прижигающих средств на слизист. обол. носа. VIII Пленум. съезд. 1902.
43. Heidenhain.—Ü. die acinösen Drüsen der Schleimhäute. Inaug. Dissert. Breslau. 1870.
44. Henning.—Der Geruch. Leipzig. 1916.
45. Gegenbauer.—Vergl. Anatomie der Wirbeltiere. 1898.
46. Ghigi.—Beitr. z. Studium des Bindegewebs in der Nasenschleimhaut. Ref. Zentr. Bl. f. HNO. B. 18. 1932.
47. Hilding.—The physiology of drainage of nasal mucus. Ref. Zbl. f. 31. N. O. 18. 1932.
48. Hilding.—Cilia a. mucin in the mechanical defects of the nasal mucosa. Ref. Zbl. f. HNO. 18. 1932.
49. Hilding.—Experm. work on the accessory sinuses. Ref. Zbl. f. HNO. 19. 1932.
50. Hillenbrand.—Entwicklung, Bau u. Formveränderungen der menschl. Nasensecheidewand im fetalen Leben. Arch. Ohr. usw. Heilk. 135. 1933.
51. Gioacchini.—Experm. Untersuchungen ü. die pharmakologische Wirkung einiger Substanzen auf die Nasenschleimhaut. Ref. Zbl. f. HNO. 1932.
52. Glas.—Ü. intraepitheliale Drüsen, Cysten u. Leukozytenhäufchen der menschl. Nasenschleimhaut. Arch. f. Lar. u. Rhin. Bd. 16. 1904.
53. Houseau.—Etudes sur les facultés mentales des animaux. T. I. 1872.
54. Graber.—Ü. die Empfindlichkeit einiger Meertiere gegen Riechstoffe. Biol. Centr. Bl. 1. d. VIII. 1889.
55. Grünwald.—Die Lymphgefäße der Nebenhöhle der Nase. Arch. f. Lar. u. Rhin. Bd. 23. 1910.

56. Gundobin. — Die Besonderheiten des Kindesalters. Berlin. 1921.
57. Дарвин, т. III, кн. I, гл. IV „Домашние кролики“.
58. Disse. — Ü. Epithelknospen in der Reg. olfactoria der Säuger. Anat. Hefte, B. 6. 1895.
59. Disse. — Ü. die erste Entwicklung des Riechnerven. Anat. Hefte. Bd. 9. 1897.
60. Disse. — Riechschleimhaut u. Riechnerven b. den Wirbeltieren. Ber. d. Anat. u. Entw. B. II. 1901.
61. Disse. — Die Ausbildung der Nasenhöhle nach der Geburt. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1889.
62. Döderlein. — Experim. Untersuchungen z. Physiologie der Nasen- u. Mundatmung u. s. w. Zschr. f. HNO. 30. 4. 1932.
63. Дреннова К. — Ретикуло-эндотелиальная система ОРЛ. Органов при эксперим. цинге морск. свинок. ВОРЛ. 1937. 6.
64. Yamada. — Ü. die trophische Innervation des Nasengewebes. Ref. Anat. Ber. B. 31. 1935.
65. Iglesias. — Experim. ü. die Wirkung des Ephedrias beim Hund bei nasaler Applikation. Zschr. f. HNO. B. 19. 1933.
66. Illig. — Beiträge z. Kenntnis der Nebenhöhlen der Nase der Haussäuger. Anat. Anz. B. 43. 1913.
67. Иордан. — Практикум сравн. физиологии. 1934 г.
68. Yoshida. — Ü. die histologische Veränderungen der Nasenhöhle durch experiment. Schliessung der äussern Nasenöffnung. Ref. Zbl. f. HNO. 1934. 21.
69. Jung et Chavanne. — La secretion nasal après castration. Otol. internat. 18. 1934.
70. Ishiara. — Zur Kenntnis der Nasenhöhlenorgane der Vögel. Zschr. f. Anat. u. Entw. B. 98. 1932.
71. Kawai. — Ü. den Einfluss der Extirpation des Ganglion Cerv. Sup. auf die Nasenschleimhaut beim Kaninchen. Ref. Zbl. HNO. 1934. B. 22.
72. Карпилов Г. X. — О влиянии пыли на в. д. п. у рабочих бойлочников и щетинщиков. Труды III ОРЛ съезда. Одесса, 1929.
73. Карпилов Г. X. — О влиянии пыли на слизистую носа у кролика. Вестн. Сов. ОРЛ. 1934, u. Los ann. Photo-lar. 1934 № 6.
74. Карпилов Г. X. — О механизме проникновения пыли через в. д. п. в легкие. ЖУНГ. 1931. 11—12.
75. Карпилов, Ярославский, Геркес, Рубинштейн. — К вопросу об экспериментальной склероме. Всес. Конф. по склероме. Минск. 1935 г.
76. Карпилов Г. X. — Материалы по анатомии носа и придат. пол. у кролика. Арх. Отолар. т. II. 1935.
77. Карпов Н. А. — К вопр. о связи носа с половой сферой. Труды И-та физ. в. д. п. Саратов. т. I. 1934.
78. Кашкаров и Станчинский. — Курс зоологии позвоноч. 1935.
79. Kallius E. — Geruchsorgan. Handb. d. Anat. des Menschen. 1905.
80. Key u. Retzius. — Studien in der Anatomie des Nasensystems u. des Bindegewebes. Stockholm, 1875.
81. Kölliker. — Der Lob. olfactorius u. die Nn. olfactorii b. jung. menschlichen Embryonen. Würzb. 1882.
82. Kölliker. — Ü. die Entwicklung der Geruchsorgane b. Menschen u. Hühnern. Würzb. Med. Zschr. B. 1. 1860.
83. Kolmer W. — Zur Kenntnis der Riechepithelien. Anat. Anz. 30, 1907.

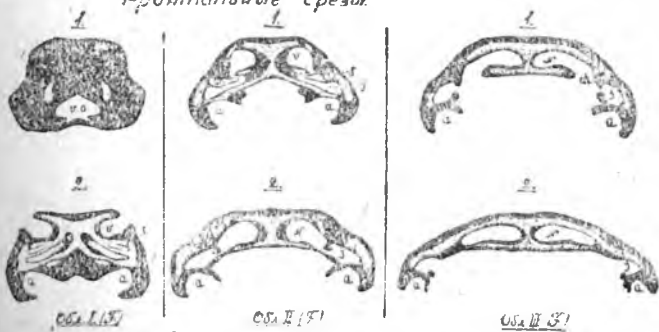
84. Kolmer, W. — U. Strukturen im Epithel der Sinnesorgane. Anat. Anz. B. 36. 1910.
85. Kubo. — Beiträge z. Histologie der unt. Nasenmuschel. Arch. f. Lar. u. Rhin. B. 19. 1906.
86. Kubo. — Z. Frage des norm. Zustandes der unt. Nasenmuschel des Menschen. Arch. f. Lar. u. Rhin. 12. 1917.
87. Kreewisch. — Die Milchsäure im Blute bei exper. u. Pathol. Mundatmung. Acta oto-lar. 17. 1932.
88. Круковер И. М. — Изменение слизист. обол. в. д. п. в условиях табачного производства.
89. Поль де Крюп. — Охотники за микробами, 6 изд. 1935.
90. Kritsch. — Evolution de la muqueuse nasale avec l'âge. Cr. Soc. Biol. Paris, 100, 1929.
91. Quenot. Genetique des souris. Bibliogr. genet. v. IV. 1928.
92. Lautenschläger. — U. den Feuchtigkeitshaushalt im Nasenianern usw. Zschr. f. HNO, B. 8. 1924.
93. Lenz, O. — Schlangenkunde, 1832.
94. Лесгафт. — Основы теоретич. анатомии, 1922.
95. Locatelli. — Sur la structure du nerf olfact. Arch. de biol. 57. 1926.
96. Луков Б. Н. — К вопросу о кровяном давлении при носовом, ротовом и трахеальн. дыхании. Труды И-та физиол. в. д. п. Саратов. т. I. 1934.
97. Matthes, E. — Geruchsdressuren an Meerschweinchen. Z. vergl. Physiol. 16. 1932.
- 97a. Matthes, E. — Die physiol. Doppelnatur des Geruchsorgans der Erdelen. Zsch. f. vergl. Physiol. B. IV. 1926.
98. Matthes, E. — Das Geruchsvermögen von Triton beim Aufenthalt am Land. Ibid. B. 1. 1924.
99. Maziarski. — U. den Bau u. die Einteilung der Drüsen. Anat. Hefte B. 18.
100. Мнхлян Е. Г. — О влиянии проф. пылевых частиц конимозальн. производства на в. д. п. и орг. слуха. РОЛ 2. 1931.
101. Mink. — Die Rolle des kavernösen Gewebes der Nase. Arch. f. Lar. u. Rhin. B. 30. 1916.
102. Miyazaki — Die feinere Verteilung der Lymphgefäße in der Nasenschleimhaut der Menschen, реф. Anat. Ber. B. 29. 1934.
103. Морган М. Т. — Экспериментальная зоология, 1909, перев. М-ва.
104. Negus V. — The action of cilia a. the effect of drugs on their activity. J. Lar. u. Otol. 49. 1934.
105. Negus V. — Cinematograph film to demonstrate the activity of cilia. Acta oto-lar, vol. XX. 1934.
106. Okutani. — U. den Einfluss der experim. Nasenverstopfung auf das Säurenbasengleichgewicht beim Kaninchen. Реф. Zbl. HNO. 22. 1934.
107. Oppikofer. — Beitr. z. norm. u. pathol. Anat. der Nase u. ihrer Nebenhöhlen. Arch. f. Lar. u. Rhin. B. 19. 1906.
108. Ozawa. — Experim. Studien ü. den Einfluss des Funktionsausfalls v. Halssympathicus u. Trigeminus auf das Nasengerüst. Реф. Zbl. HNO, B. 23. 1934.
109. Paulsen. — U. die Schleimhaut, besonders die Drüsen der Oberkieferhöhle. Arch. f. mikrosk. Anat. B. 32. 1888.
110. Паутов и Ласков. — Влияние внутриносовой травмы на растущий организм животных. ВСОРЛ. 1934.

111. Peter, K. — Die Entwicklung des Geruchsorgans usw. Hertwigs Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. B. 2. T. 2. 1906.
112. Peter, K. — Entwicklung des Geruchsorgans. Erg. Anat. 20. 1910.
113. Peter, K. — Die Entwicklung der Nasenmuscheln b. Mensch. u. Säugetieren. Arch. mikroskop. Anat. 1. 79. I. 80. 1912.
114. Peter, K. — Vergleich. Anatomie u. Entw.-gesch. der Nase. Denk. u. Kahl. B. 1. 1925.
115. Peter, K. — Methoden der Rekonstruktion. Jena. 1906.
116. Plate. — Allgemeine Zoologie II. Jena. 1924.
117. Prootz, A. — Five preliminary notes on nasal function. Ann. of Otol. 41. 1932.
118. Prootz, A. — Studies of nasal cilia in the living mammal. Peф Zbl. HNO. B. 22. 1934.
119. Ramaswami. — The cranial Morphology of some examples of Pelobatidae (Anura). Anat. Anz. 1935, B. 81. 4/6.
120. Reed. — Americ. Journ. of anat. vol. 1. p. 17. 1908.
121. Retzius. — Z. Kenntnis der Nervenendigungen in der Riechschleimhaut. Biol. Unters. B. 4. 1892.
122. Richter H. — Die Morphologie der menschl. Nase im. 6. Fetalmon. Arch. Ohr. usw. Heilk. 131. 1933.
123. Richter H. — Vergleichend - anatom. Betrachtungen ü. das nasale Schwellgewebe. Zschr. f. HNO. B. 36. 1.
124. Riegele, L. — Die Beziehungen der autonomen Nervenfasern der Nasenschleimhaut zu den Reticulo-endothelium u. ihre Bedeutung für anaphylaktisch - allergische Prozesse. Z. H. N. usw. Heilk. 85. 1934.
125. Rugani. — Mon. Zool. Ital. Anno 15. 1904.
126. Савельев — Физиология н. olfactorii, М-ва, 1892.
127. Свержевский Л. И. — О гайморитах у детей. ВУГН. 1913.
128. Северцов А. Н. — Главные направления эволюционного процесса. 1934.
129. Sidky. — Recherches anatomo-microscopiques sur la muqueuse olfactive. Thèse. Pa is. 1877.
130. Suchanek. — Beiträge zur norm. u. pathol. Histologie der Nasenschleimhaut. Anat. Anz. B. 7. H. 2. 1892.
131. Suzuki u. Saburo. — Experim. Untersuchungen ü. den Einfluss der Kastration v. Haushähnen auf die Nase. Z. Otol. usw. 8. 1933.
132. Suzuki. — Experim. Untersuchungen ü. den Einfluss der C - Avitaminose auf die Nasengewebe. Peф. Zbl. HNO. B. 20. 1933.
133. Trahms. — Das Geruchsorgan von Pipa americana. Zschr. f. Anat. u. Entw. B. 105. 1933.
134. Трутнев Н. — Модель пластической реконструкции носа четырехмесячного эмбриона. Сборник Каз. клиники бол. носа, горла и ушей. Вып. II. 1931.
135. Ундриц и Засосов. — О влиянии излишней ширины носа на дыхат. аппарат. ЖУНГБ. 1935. 3.
136. Vogt C. п. О. — Allgemeine Ergebnisse unserer Hirnforschung Journ. f. Psych. u. Neurolog. Bd. 25. 1919 - 20.
137. Vos. — Anat. Anz. B. 80. 1935. 13/16.
138. Frisch. — Z. Actiologie der Rhinoskleroms. W. m. W. 1832. 32.
139. Ханс Л. М. — Эксперим. и гисто-патол. данные по вopr. о вредном действии таб. производства на в. д. п. III. ОРЛ С'езд, Одесса, 1929 г.
140. Chariton. — Beitrag z. Kenntnis der epithelialen Auskleidung des Vestibulum nasi des Menschen u. der Säugetiere. Zsch. f. Ohr. u. Kr. der Luftw. Bd. 49. 1905.

141. Ходяков Н. Д. — Об отожествении витальной краски в в. д. п. и слухов. орг. кроляков. Труды IV съезда ОРЛ. 1937.
142. Zahn. — Ü. den Geruchssinn einiger Vögel. Z. Vergl. Physiologie, 19, 1933.
143. Zarnico. — Ü. intraepitheliale Drüsen der Nasenschleimhaut. Zschr. f. Ohr. u. f. Kr. d. L. B. 45, 1903.
144. Zwillinger. — Die Lymphbahnen des ober. Nasenabschnittes usw. Arch. f. Lar. u. Rhin. B. 26, 1912.
145. Zwaardemaaker. — Physiologie der Nase u. ihr. Nebenhöhlen. Denker u. Kahler. т. I.
146. Zuckerkandl. — Beiträge z. Anat. des menschl. Körpers. Das adenoid Gewebe der Nasenschleimhaut. Med. Jahrb. 1886.
147. Zuckerkandl. — Ü. den Zirkulationspalt in der Nasenschleimhaut. Denkschr. d. Wien. Akad. 1887.
148. Чудносветов, В. А. — Zur Frage nach dem Zusammenhang des Lymphsystems der Nase mit der Schädelhöhle. Otolar. slavica. 3, 1931.
149. Чудносветов В. А. — Пластическая реконструкция передней части головы эмбриона человека 2-х месяцев. возраста. Сборник Каз. клиники бол. носа, горла и ушей. Вып. II. 1931.
150. Scheidler. — Geruch. Allg. Encyclop. v. Ersch u. Grub. 1856.
151. Шимкевич. — Курс сравн. анатомии позвоночн. Изд. III. 1923.
152. Schiefferdecker. — Histologie der Schleimhaut der Nase u. ihrer Nebenhöhle. Heymann's Handb. der Lar. u. Rhin. Bd. 3, 1900.
153. Schönemann — Die Umwandlung (Metaplasie) des Cylinder-epithels zu Plattenepithel in der Nasenhöhle des Menschen usw. Virchow's Arch. f. Pathol., Anat. u. Phys. 1902.
154. Schönmann. — Beitr. z. Kenntnis der Muschelbildung u. des Muschelwachstums. Anat. Hefte. H. 53. B. 18.
155. Schminke. — Zur Kenntnis der Drüsen der menschl. Reg. respiratoria. Arch. f. mikr. Anat. B. 61, 1903.
156. Stöhr. — Ü. den feineren Bau der respiratorischen Nasenschleimhaut. Verhandl. d. Phys.-med. Ges. Würzburg. Bd. 20, 1883.
157. Störnberg. — Beitr. zur Phys. u. Path. der Schleimhaut der Luftwege. Zschr. f. H. N. u. Ohr. 19 7. B. 19.
158. Schumacher. — Histologie der Luftwege u. der Mundhöhle. Denker u. Kahler T. I. 1925.
159. Schultze. — Ü. die Endigungsweise der Geruchsnerven u. die Epithelgebilde der Nasenschleimhaut. Mon. Ber. der Berl. Akad. 1856.
160. Schwarz, M. — Gewebsaufbau u. Entwicklung der Schleimhaut in den Nasennebenhöhlen usw. Zschr. Lar. usw. 22, 1937.
161. Schwarz, M. — Entwicklung der Nasennebenhöhlen u. individuelle Varianten der Pneumatisation beim Menschen. Zschr. f. HNO. B. 36 H. 1, 1934.
162. Schwarz, M. — Synthetisches Wachstum u. Formbildung am Siebbein Z. Lar. usw. 2, 1933.
163. Ebner. — Ü. den feineren Bau der Knochensubstanz Sitz. Ber. d. Wiener. Akad. 3 Abt. Bd. 72. 1875.
164. Ecker. — Ü. das Epithelium der Riechschleimhaut. Ber. d. Ges. f. Beförd. d. Naturw. Freiburg. 1855.
165. Ecker. — Ü. d. Geruchschleimhaut des Menschen. Zschr. f. wiss. Zool. B. 8, 1856.
166. Ekman — Детерминация носа. Цит. по Гексли и Бер.

Таблица I. ЛЯГУШКА.

Таблица фронтальных и сагиттальных срезов
носа лягушки (*Rana temporaria*)
Фронтальные срезы.



Сагиттальные срезы

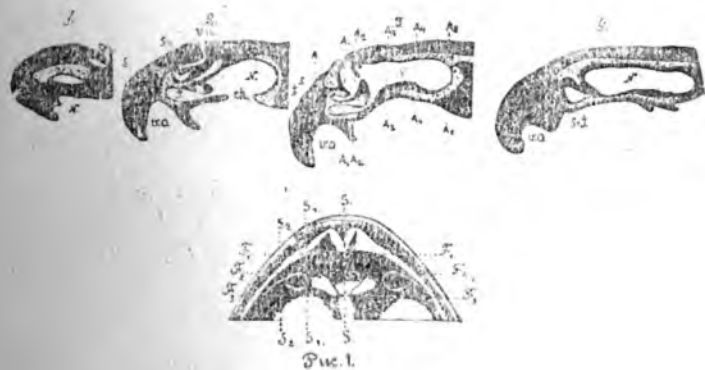


Таблица II. ТРИТОН.



Таблица III. АКСОЛОТЛЬ.



таблица фронтальных срезов
носа домашней курицы.

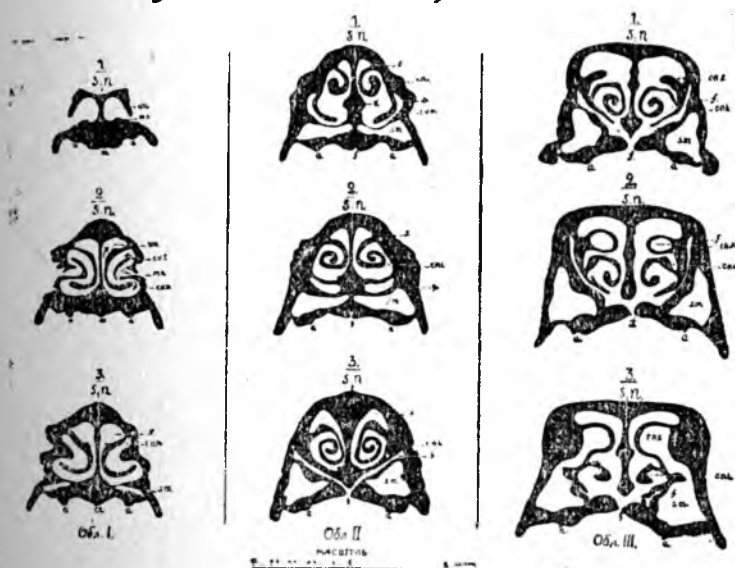


Рис. 1. Латеральная стенка.



Рис. 2. Небо.

Таблица фронтальных срезов носа домашнего голубя.



Рис. 1. Латеральная стенка носа.



Рис. 2. Небо.

Таблица VI. КРОЛИК.

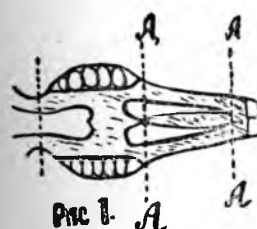
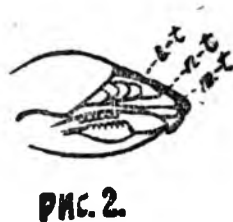
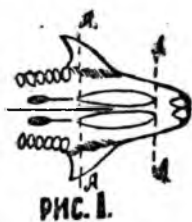
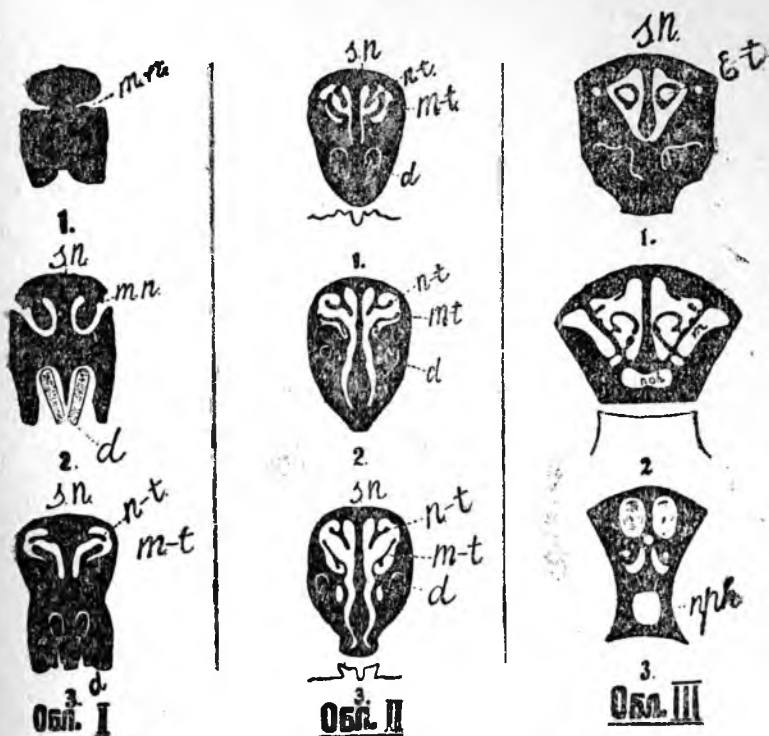


Рис 1. А. Скелетизированное небо.



Рис 2. Латеральная стенка носа.

Таблица VII. МОРСКАЯ СВИМКА.



Скелетированное небо.

Латеральная стенка носа.

Таблица VIII. БЕЛАЯ МЫШЬ.

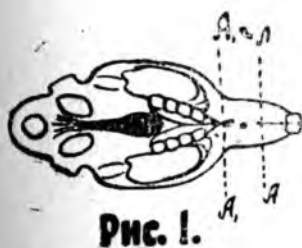


Рис. 1.
Скелетированное небо.

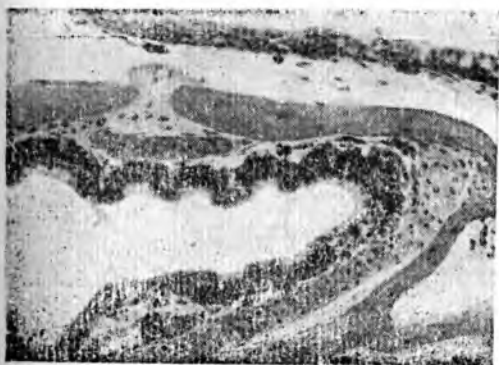


Рис. 2.
Латеральная стенка носа.



Микрофот. № 1.

Слизистая носа у
ЛЯГУШКИ. Препар-
ат относится к обл.
III, отд. I, пол. N.
Нижняя стенка меди-
ально от хоан (см.
табл. I).



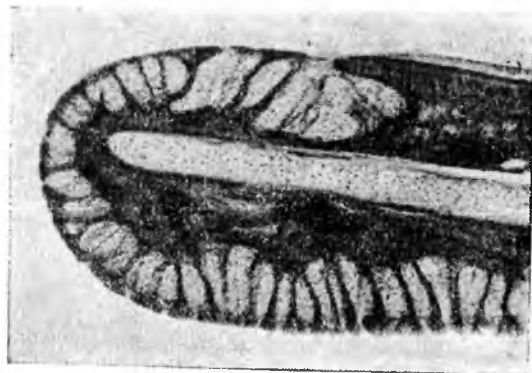
Микрофот. № 2.

Слизистая носа у
ТРИТОНА. Препарат
относится к обл. I,
отд. 2. Нар. угол, пол.
носа (см. табл. II).



Микрофот. № 3.

Слизистая носа у АК-
СОЛОТЛЯ. Препарат
относится к обл. III,
отд. I, медиальн. стенке
носа (см. табл. III).



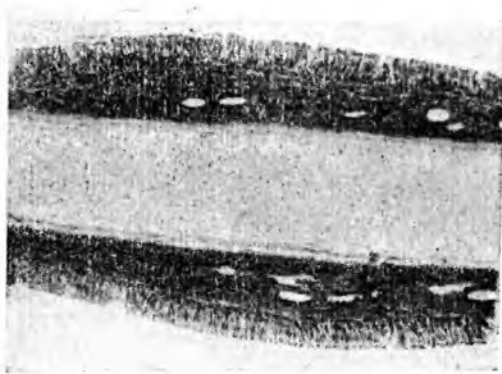
Микрофот. № 4.

Слизистая носа
у ГОЛУБЯ. Пре-
парат относится к
обл. III, отд. 2, сво-
бодному концу
с.п.в. (см. табл. IV).



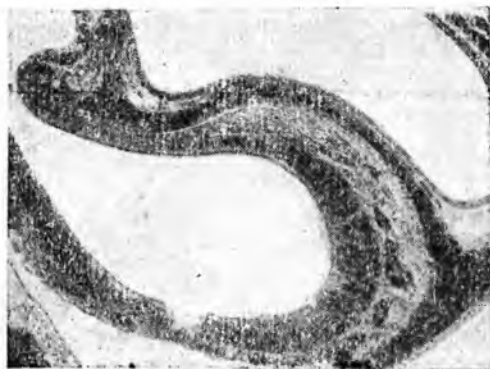
Микрофот. № 5.

Слизистая носа у КРО-
ЛИКА. Препарат отно-
сится к обл. II, отд. I,
медиальный край naso-
turb. (см. табл. VI).



Микрофот. № 6.

Слизистая носа у
МОРСКОЙ СВИНКИ.
Препарат относится
к перегородке носа в
обл. II, отд. 2 в утол-
щенной части (см.
табл. VII).



Микрофот. № 7.

Слизистая носа у БЕ-
ЛОЙ МЫШИ. Препарат
относится к обл. I, отд. 2.
Свод носа (см. табл. VIII).

Замеченные опечатки

Страница	Строчка	Напечатано	Должно быть
11	25 сверху	(стр. 50)	(стр. 40)
19	1 сверху	последовательно	последовательно
20	11 сверху	микробо	микроба
21	6 снизу	разрастание	разрастание
29	7 сверху	состояние «	состояние“
40	8 снизу	(стр. 6)	(стр. 11)
50	22 снизу	боков).	боков).“
52	16 сверху	ниже	выше
71	20 снизу	обонятельные и чувствительные	обонятельные чувствительные
78	5 снизу	фастий	фасций
78	8 снизу	расположения взаимоотношения	расположения и взаимоотношения
108	15 сверху	полостью	полностью
113	15 снизу	верхней	на верхней
121	13 снизу	впадающего	вдающегося